HEFT II

ÜBER DEN CHEMISCHEN CHARACTER DES BEFRUCHTUNGSVORGANGS UND SEINE BEDEUTUNG FÜR DIE THEORIE DER LEBENSERSCHEINUNGEN

VORTRAG

GEHALTEN AUF DEM INTERNATIONALEN ZOOLOGENKONGRESS ZU BOSTON AM 22. AUGUST 1907

VON

JACQUES LOEB

HEFT III

ANWENDUNG ELEMENTARER MATHEMATIK AUF BIOLOGISCHE PROBLEME

NACH VORLESUNGEN GEHALTEN AN DER WIENER UNIVERSITÄT IM SOMMER-SEMESTER 1907

VON

HANS PRZIBRAM



VORTRÄGE UND AUFSÄTZE

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. E. ALBRECHT, FRANKFURT A/M., PROF. D. BARFURTH, ROSTOCK, PROF. E. BATAILLON, DIJON, PROF. BENEKE, MARBURG, PROF. TH. BOVERI, WÜRZBURG, PROF. H. BRAUS, HEIDELBERG, PROF. C. M. CHILD, CHICAGO, PROF. YV. DELAGE, PARIS, PROF. A. FISCHEL, PRAG, DOC. DR. R. FUCHS, ERLANGEN, PROF. W. GEBHARDT, HALLE, PROF. E. GOLDLEWSKI JUN., KRAKAU, PROF. GR. HARRISON, NEW HAVEN, PROF. C. HERBST, HEIDELBERG, DOC. DR. AM. HERLITZKA, TURIN, DOC. DR. E. KÜSTER, HALLE, PROF. J. LOEB, BERKELEY, PROF. O. MAAS, MÜNCHEN, PROF. T. H. MORGAN, NEW YORK, PRIV.-DOC. DR. H. PRZIBRAM, WIEN, PROF. RHUMBLER, MÜNDEN, PROF. E. SCHWALBE, ROSTOCK, PROF. SPEMANN, WÜRZBURG, PROF. STRASSER, BERN, PROF. TORNIER, BERLIN, PROF. EDM. WILSON, NEW YORK, UND ANDEREN.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. WILHELM ROUX.

HEFT III.

ANWENDUNG ELEMENTARER MATHEMATIK AUF BIOLOGISCHE PROBLEME

VON

HANS PRZIBRAM.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908.

2

HEFT III.

ANWENDUNG

ELEMENTARER MATHEMATIK AUF BIOLOGISCHE PROBLEME.

NACH VORLESUNGEN,

GEHALTEN AN DER WIENER UNIVERSITÄT
IM SOMMERSEMESTER 1907

VON

HANS PRZIBRAM.

MIT 6 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Während die anorganischen Disziplinen der Physik und Chemie längst von der qualitativen zur quantitativen Experimentalmethode übergegangen sind, ist immer noch unter den Biologen eine gewisse Scheu vor der zahlenmäßig genauen Formulierung biologischer Erscheinungen wahrzunehmen, und so wird auch bei den Laien der Eindruck hervorgerufen, als ob diese Lebenserscheinungen sich überhaupt der strengen mathematischen Gesetzmäßigkeit entziehen möchten.

Dabei erstreckt sich dieser Skeptizismus jedoch nicht auf die funktionelle Physiologie und physiologische Chemie, welche es mit der Erforschung der Verrichtungen einzelner Organe des Tier- oder Pflanzenkörpers zu tun haben und längst gewohnt sind, mit mathematischen Maßmethoden zu hantieren.

Es soll sich daher der vorliegende Versuch, die Berechtigung und Tunlichkeit der mathematischen Behandlung biologischer Probleme darzutun, nur mit der Biologie im engeren Sinne befassen, mit Wachstum, Formbildung, Vererbung, Artbildung und Seelenlehre.

Das Literaturverzeichnis gibt durchaus keine erschöpfende Darstellung aller einschlägigen Arbeiten, dürfte aber genügen, um die weitere Literatur aufsuchen zu können.

Wien, Biologische Versuchsanstalt (Prater), Herbst 1907.

Hans Przibram.

Inhalt.

Figurenverzeichnis.

I.

Einleitung: Möglichkeit mathematischer Biologie.

Mathematische Biologie!

Vielen scheint dies ein Widerspruch in sich zu sein. Und doch muss die Anwendung der Mathematik auf biologische Probleme das Bestreben dessen sein, der in der Biologie exakte Beweise, nicht bloß Phantasieanregung sucht. „Ich behaupte aber, daß in jeder besonderen Naturlehre nur so viel eigentliche Wissenschaft angetroffen werden könne, als darin Mathematik anzutreffen ist.“

Diese Worte schrieb Kant 1786.

Und der Mitbegründer der mathematischen Entstehungsgeschichte des Weltalls nahm keinen Anstand, mit Bezug auf den damaligen Stand der Chemie zu erklären:

„So lange also noch für die chemischen Wirkungen der Materien aufeinander kein Begriff ausgefunden wird, der sich konstruieren läßt, d. i. kein Gesetz der Annäherung oder Entfernung der Teile angeben lässt, nach welchem etwa in Proportion ihrer Dichtigkeiten und dergleichen ihre Bewegungen samt ihren Folgen sich im Raume a priori anschaulich machen und darstellen lassen (eine Forderung, die schwerlich jemals erfüllt werden wird), so kann Chemie nichts mehr als systematische Kunst oder Experimentallehre, niemals aber eigentliche Wissenschaft werden, weil die Prinzipien derselben bloß empirisch sind und keine Darstellung a priori in der Anschauung erlauben, folglich die Grundsätze chemischer Erscheinungen ihrer Möglichkeit nach nicht im mindesten begreiflich machen, weil sie der Anwendung der Mathematik unfähig sind.“

Allein wenige Jahre später beginnt die Chemie, den düsteren Prophezeiungen Kants spottend, die von ihm mit seltener Schärfe als Notwendigkeit für die mathematische Behandlung geforderten Verhältnisse aufzudecken. Heute zählt sie, dank den Gesetzen der Wertigkeit und des periodischen Systems mit Astronomie und Physik zu den exakten Wissenschaften.

Hingegen ist die Biologie noch weiter vom Ideale Kants zurückgeblieben und in verschiedenen Tonarten hört man von der gänzlichen Aussichtslosigkeit einer mathematischen Behandlung biologischer Probleme sprechen.

Bald wird dieselbe als unnötig, bald als unmöglich, günstigstenfalls als verfrüht hingestellt.

Unnötig!

Man könne nämlich mittelst Mathematik nicht mehr herausbekommen als ohne sie. Brauche ich erst auf die Vorteile der mathematischen Behandlung bei anderen Disziplinen hinzuweisen?

Denken wir etwa an das Fallgesetz. Ohne mathematische Formulierung könnte man sagen, die Körper haben das Bestreben, zur Erde zu fallen, und zwar um so rascher, je länger sie fallen. Allein nur die messenden, also bereits mit mathematischen Mitteln operierenden Versuche waren imstande, die Beziehung der Schwerkraft auf der Erde zu den Bewegungen der Gestirne aufzudecken und so das Fallgesetz zu dem umfassenderen Massenanziehungsgesetze zu erweitern. Welche Denkökonomie ist es nun, mit einer Formel die Bewegung der Massen im ganzen Weltenraume zu begreifen! Und wie Mach trefflich auseinandersetzt, ist ja gerade die Ökonomie des Denkens das Hauptziel der reinen Wissenschaften.

Aber nicht nur beim Zuge ins Allgemeine, auch bei jeder Einzelheit ist die mathematische Behandlung, etwa neben der bildlichen Darstellung, die einzige, welche uns präzise Begriffe zu vermitteln imstande ist.

Freilich ist die Präzision etwas, das sehr gerne in der Biologie hintangesetzt wird, und hinter dem Bollwerke der „ohnehin großen individuellen Abweichungen“ verschanzt, wird ein reichlicher Ge-

brauch gemacht von den bequemen Wörtchen „etwa“, „ungefähr“, „annähernd“, „zirka“, „von — bis“ usf.

Ich werde später Gelegenheit haben, auf die mathematische Behandlung der individuellen Abweichungen selbst einzugehen. Jetzt möchte ich nur klarlegen, daß eine nicht präzise Behandlung der Einzelfälle auch in den „exakten“ Wissenschaften zu scheinbaren individuellen Abweichungen führen müßte: berücksichtigt man beim freien Falle nicht alle Nebenumstände, wie Form des Körpers, Dichte der Luft, Nähe anderer anziehender Kräfte als die Gesamterdmasse etc., so werden die einzelnen fallenden Körper sich recht „individuell“ verhalten, ja diese Verschiedenheit ist so groß, daß man bekanntlich lange Zeit geglaubt hat, die schwereren Körper fielen aus inneren Gründen rascher als die leichten, bis man den verschiedenen Luftwiderstand als ausschlaggebendes Moment erkannte.

Der Hauptwert der mathematischen Methode liegt jedoch in der Möglichkeit, Gleichungen für den Ablauf der Geschehensarten aufzustellen. Diese Formeln gestatten durch Einsetzung der besonderen Werte für besondere Fälle das Eintreten eines bestimmten Geschehens vorherzusagen und dann wieder aus dem Eintreten des Erwarteten auf die Richtigkeit der Prämissen zu schließen.

Dabei ist die Wahrscheinlichkeit für deren Richtigkeit deshalb größer als bei gewöhnlichen, nicht zahlenmäßig formulierten logischen Schlüssen, weil die Wahrscheinlichkeit der Übereinstimmung o h n e Berücksichtigung der Prämissen namentlich bei mehrstelligen oder stark verschiedenen Zahlenwerten eine verschwindend kleine ist, während sie sich bei einer gewöhnlichen Alternative, z. B. ob Kopf oder Adler beim Aufwerfen eines Geldstückes nach oben zu liegen kommen, wie 1 : 1 verhält.

Durch Umformung einer erhaltenen Gleichung nach den allgemeinen mathematischen Rechnungsarten können Beziehungen zwischen zwei Formeln aufgedeckt werden, die in der Beobachtung des Geschehens selbst dem Forscher entgangen waren. Zahlenmäßige Angaben können dann auch noch nachträglich zur Kontrolle der Richtigkeit dieser Beziehung verwendet werden. Beispiele hierfür

werden wir z. B. bei Besprechung des Einflusses der Wärme auf biologische Prozesse kennen lernen.

Stellt es sich heraus, daß zwei Prozesse nach derselben Gleichung verlaufen, so sind wertvolle Fingerzeige für die Verfolgung weiterer Analogien unter denselben gegeben.

Ich denke, eine Methodik, welche Ökonomie, Präzision, Voraussage, heuristischen Wert, hohe Wahrscheinlichkeit und daher Beweiskraft, Verknüpfung einzelner Regeln zu allgemeinerer Gesetzmäßigkeit gestattet, wäre gerade das, was der Biologie bis in unsere Zeit hinein so sehr gefehlt hat.

Aber ihre Anwendung ist unmöglich!

Und zwar deshalb, weil die biologischen Prozesse nicht nach jenen starren Schemen verlaufen wie die Prozesse der anorganischen Natur.

Diese Ansicht basiert auf drei Vorurteilen; erstlich, daß ein durchgreifender Unterschied zwischen den Lebensprozessen und anorganischen bestehen müsse;

zweitens, daß die mathematisch formulierten Gesetze der Physiker in jedem Einzelfalle das volle Geschehen bestimmen, und endlich

drittens, daß ein nicht eindeutiges Geschehen einer mathematischen Behandlung unzugänglich sei.

Die unbedingte Verschiedenheit des Verhaltens physikalisch-chemischer Vorgänge und biologischer wird schon dadurch widerlegt, daß ja bei den Lebensprozessen physikalische und chemische Vorgänge eine große Rolle spielen, wenn man schon auf die gänzliche Zurückführung des Lebens auf Physik und Chemie zunächst vorsichtigerweise verzichten will.

Daß die Physiker nicht in jedem einzelnen Falle die völlige Realisierung ihrer berechneten Zahlen erwarten, zeigt schon die angewandte Methode der Gewinnung von wahrscheinlich richtigeren Werten aus den Durchschnittszahlen mehrerer Beobachtungen, worauf wir in gleicher Weise bei biologischen Messungen Bedacht nehmen werden. Man addiert einfach alle erhaltenen Werte und dividiert durch die Anzahl der Fälle.

Hier sehen wir also das Moment der Wahrscheinlichkeit auftreten. Die Berechnung möglicher Kombinationen führt uns zu

einer Wahrscheinlichkeitsrechnung, die es nicht mehr mit der Richtigstellung begangener Beobachtungsfehler, sondern damit zu tun hat, was für eine Anzahl Fälle nach einer bestimmten Richtung ausgehen wird, ohne Rücksicht darauf, welcher „individuelle" Fall in diese Gruppe gelangen wird. Wenn z. B. in einem Sacke zweimal so viel schwarze Kugeln als weiße darin sind, so wird die Wahrscheinlichkeit, eine schwarze zu ziehen, doppelt so groß sein als die, eine weiße zu ziehen, obzwar es sich bei jedem einzelnen Griffe nicht bestimmen läßt, ob schwarz oder weiß gezogen wird. Das nicht eindeutig bestimmte Problem kann also der mathematischen Behandlung zugeführt werden.

Doch ist es vielleicht in der Biologie verfrüht?

Diesen Einwand zu widerlegen, soll das vorliegende Büchlein dienen. Aber ist es eigentlich notwendig, erst die bereits erzielten Erfolge einer mathematischen Betrachtungsweise in der Biologie zu schildern, wo doch gerade von dieser zwei der bedeutendsten mathematischen Formulierungen im vergangenen Jahrhundert der Physik und Chemie geschenkt worden sind: von den Physiologen Robert Mayer und Helmholtz die Erhaltung der Energie, vom Pflanzenphysiologen Pfeffer der osmotische Druck im Prinzipe.

Gerade jetzt, wo die von Roux zu kräftiger Blüte gebrachte Entwickelungsmechanik mit dem jugendlichen Optimismus ihrer Sturm- und Drangzeit sich an die experimentelle Lösung der bisher vorwiegend spekulativ behandelten biologischen Probleme wagt und auch die Ermittelung der Quantität des Wirkens jedes gestaltenden Faktors in ihr Programm aufgenommen hat, scheint es mir die richtige Zeit, alle Ansätze zu einer exakten, mathematischen Behandlung sorgfältig zu sammeln und weiter zu bilden.

Wenn die qualitativen Versuche immer mehr zu quantitativen sich ausgestalten, werden alle Vorteile der mathematischen Behandlung ebenso wie der Physik und Chemie, so auch der Biologie sich zuwenden.

Wer freilich ohne messende Versuche mathematische Operationen ausführt, der wird die Probe auf die Richtigkeit seiner Rechnungen meist schuldig bleiben.

Die Frage ist nun, welche Maße uns zur Messung von Lebensgeschehen zur Verfügung stehen?

Auf den ersten Blick scheint die Quantität bei den biologischen Prozessen so durchaus gegen die Mannigfaltigkeit der Qualität zurückzustehen, daß die Auffindung von Vergleichsmaßen hoffnungslos aussieht.

Aber hier ist der Unterschied gegenüber den anorganischen Geschehensarten auch bloß scheinbar: die verschiedenen Qualitäten treten z. B. bei den chemischen Elementen oder bei den Lichtstrahlen verschiedener Farbe ebenso deutlich hervor als bei der Entwickelung verschiedener Tierarten oder deren Funktionen. Den Physikern ist es gelungen, durch eine mathematische Behandlung der Wellenlehre auch die Qualitäten der Farben in Quantitäten der Wellenlängen auszudrücken und dieselben jetzt mit anderen solchen Quantitäten anderer Qualität (akustische, elektrische Wellen etc.) vergleichbar zu machen. Die Chemiker haben durch den Ausbau der Molekulartheorie, der Stereochemie und des periodischen Systemes die ursprünglich rein qualitativ erscheinenden Stoffunterschiede auf eine Abhängigkeit von der Quantität der Atomanzahl, der Atomanordnung und des Atomgewichtes zurückgeführt. Und jetzt sind sie daran, das Atomgewicht selbst wieder als Kombination niedrigerer Einheiten aufzufassen.

So braucht auch die Biologie nicht vor der Aufgabe zurückzuscheuen, Qualitäten in Quantitäten aufzulösen.

Ebenso wie das unorganische Geschehen spielen sich die Lebensprozesse in Raum und Zeit ab, ebenso wie die unorganischen Körper weisen die lebenden Masse auf und formen eine Energie in die andere um.

Maßstab und Uhr, Wage und Thermometer und wie die Meßapparate für die übrigen Energiespannungen heißen mögen, stehen dem Biologen ebenso zur Verfügung wie dem Anorganiker.

Auch die Einheiten der Maßsysteme können meist unverändert in die Biologie eingeführt werden, Zentimeter, Sekunde und Gramm, ebenso wie Zentigrad usf.

Wo es sich um gesonderte, einander gleichwertige Objekte handelt, ist oft die einfache Zählung ausreichend; dann kommen höchstens noch Zählapparate in Betracht, welche ähnlich den Zählkassen konstruiert sind. Als Einheit gilt dann natürlich das einzelne Objekt, sei es jetzt eine Zelle oder ein ganzes Tier oder eine zusammenhängende Kolonie.

Wie dieselben Maße, Maßstäbe und Maßeinheiten für alle realen Disziplinen verwendbar sind, so sind auch keine besonderen Rechnungsarten für die Biologie erforderlich.

Gegenwärtig finden wir noch mit der elementaren Mathematik unser Auskommen, wenngleich die Anwendung von Differentialrechnung manche schleppende Ableitung — freilich ohne Erhöhung ihrer Genauigkeit — einst wird beseitigen können.

Sind wir uns bei einer Erscheinung der anzuwendenden Maßmethode, des Maßstabes, der Maßeinheit und der Rechnungsart klar geworden, so handelt es sich noch darum, welche Form wir für die Darstellung der Resultate wählen wollen.

Die Form von Gleichungen bietet den Vorteil einer leichten weiteren Verwendung zu mathematischen Folgerungen und Berechnung einzelner Fälle.

Eine größere Anschaulichkeit kommt aber der graphischen Darstellung zu, die noch den weiteren Vorteil hat, daß sich fehlende Zwischenwerte ohne Berechnung ablesen lassen, allerdings unter der Voraussetzung, dass die durch Verbindung der ermittelten Werte erhaltene Kurve einen regelmäßigen Verlauf aufweisen soll.

Zur Darstellung von Kurven bedienen wir uns des fortlaufend nach beiden Dimensionen in Quadratmillimeter geteilten „Millimeterpapieres". Ist z. B. die Abhängigkeit einer Größe a von einer anderen b die der einfachen Proportionalität, so können wir dies als Gleichung in der Form $a = k . b$ schreiben, worin k eine konstante Zahl ist, deren Größe aus der Gleichung sich als

$$k = \frac{a}{b}$$

ergibt.

Zur graphischen Darstellung tragen wir die fortlaufenden Werte (Fig. 1: a_1, a_2, a_3 . . . .) der Größe a von einem Koordinatenanfangspunkt von links nach rechts auf der horizontalen „Abszissen"achse auf, die zugehörigen, abhängigen Werte b in senkrechter Richtung über jedem a-Werte als „Ordinaten" auf.

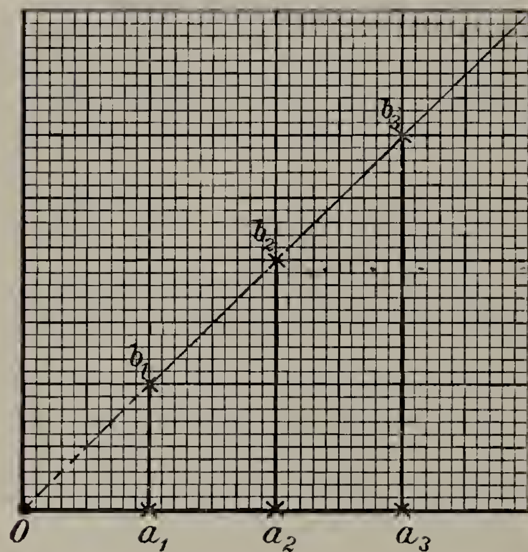


Fig. 1.
Darstellung gerader Proportionalität.

Durch Verbindung aller b-Punkte erhalten wir eine charakteristische Linie und zwar für die Proportionalität eine Gerade, wie sich ja aus der Figur unmittelbar geometrisch ergibt, da diese Linie eine Seite eines durch Parallele proportional geteilten Dreiecks darstellt.

Für die verkehrte Proportionalität, das heißt, wenn mit zunehmendem Werte für a, der Wert für b in entsprechendem Maße abnimmt, erhalten wir die Gleichung

$$a = \frac{k}{b},$$

also

$$k = ab,$$

und als graphische Darstellung eine Hyperbel (vergl. Fig. 3 S. 38).

Bei nicht-proportionaler Zuordnung erhalten wir gekrümmte oder geknickte Linien, nach welchen die graphischen Darstellungen allgemein als Kurven bezeichnet werden.

Es möge dies zur allgemeinen Orientierung genügen und sogleich zur Behandlung einiger biologischer Probleme geschritten werden.

II.

Raum.

Wie die anorganischen Vorgänge spielen sich auch die Lebensprozesse im Raume ab.

Betrachten wir zunächst ein Lebewesen, so stellt es eine geometrische Begrenzung und Gestaltung unseres dreidimensionalen Raumes dar.

Für diese bestimmte Abgrenzung, der „*πέρας*" Platos im unendlich gestaltlosen, aber gerade deshalb aller Gestaltungen fähigen Raume, dem „*ἄπειρον*" Platos müssen bestimmte Ursachen angegeben werden, die „*αἰτία*" Platos.

Jede Abgrenzung innerhalb des Raumes beruht auf der stofflichen Verschiedenheit der Grenzflächen, welche die Verwischung der Grenzen verhindert.

Im einfachsten Falle haben wir es mit zwei Stoffen oder Stoffkomplexen zu tun, von denen dann natürlich der eine ganz von dem anderen umschlossen sein muß, da sonst eine dritte Grenze vorhanden sein müßte. Ein solcher Fall ist zum Beispiel der eines in einer gleichschweren Flüssigkeit schwebenden Tropfens einer anderen, mit der ersten nicht mischbaren Flüssigkeit.

Ist hier eine weitere Ursache für die Abgrenzungsform außer der Unmischbarkeit nicht gegeben, so tritt die Kugelform auf, da nur bei dieser nach keiner Richtung eine Verschiedenheit im Krümmungsmaße der Grenzfläche vorhanden ist, wir aber für jede auftretende Verschiedenheit eine neue Ursache fordern müssen.

Unter Oberfläche verstehen wir die Summe jener Grenzflächen, welche einen Körper von dem umgehenden Medium trennen, unter Volum den von dieser Oberfläche abgegrenzten Raumteil.

Bezeichnen wir den Radius einer Kugel mit r, so ist

$$\text{die Oberfläche} = 4\pi r^2,$$

$$\text{das Volum} = \frac{4}{3}\pi r^3$$

und das Verhältnis von

$$\frac{\text{Volum}}{\text{Oberfläche}} = \frac{4}{3}\pi r^3 : 4\pi r^2 = \frac{r}{3}.$$

Das Verhältnis zwischen Volum und Oberfläche ist also bei wachsendem Radius kein konstantes, sondern wächst zuungunsten der Oberfläche.

Gehen wir von der allgemeinen Betrachtung der Kugel zu lebenden Einheiten in Kugelgestalt über. Solche werden nach dem Gesagten vorwiegend bei nicht-differenzierten Lebewesen auftreten, solange die verschiedenen Richtungen nicht in verschiedener Weise sich ausbilden.

Es sind dies außer wenigen Protozoën die Eier und ersten Furchungszellen der Metazoën. Während bei einem Körper, der in einem Medium ohne weiterer Beziehung zu demselben schwebt, eine beliebige Größe bei kugelförmiger Abgrenzung vorhanden sein könnte, da das Verhältnis der Oberfläche zum Volum nicht weiter in Betracht käme, ändert sich dies, sobald der Körper durch seine Oberfläche in eine bestimmte Beziehung zum Medium tritt. Diese Beziehung muß in proportionaler Abhängigkeit zur Oberfläche stehen, man denke z. B. an die Bildung einer Oxydschicht an einem Metalle oder die Aufnahme von Sauerstoff durch die Oberfläche eines hautatmenden Tieres. Je größer der Kugelradius wird, um so weniger vermag die Oberfläche im Verhältnis zum Volum die Beziehung herzustellen, ein großer Metalltropfen wird im Innern von der Oxydation verschont bleiben, wo der kleine bereits ganz in Oxyd übergeführt war; das kleine Tier wird leichter die zur Versorgung seiner Gewebe notwendige Sauerstoffmenge aufnehmen als das sonst gleich konstruierte große (vergl. Claus).

Bei einer Bewegung irgend eines Körpers in einem Widerstand leistenden Medium kommt es auch wieder auf das Verhältnis von Oberfläche zu Volum an. Ein größerer Körper findet verhältnismäßig weniger Widerstand als ein kleiner, daher beim Fliegen ein sonst analog gebauter Körper bei kleinerer Größe mit verhältnismäßig kleineren Tragflächen sein Auskommen finden kann. Ist die Begrenzungs- oder Oberflächengröße für einen Körper nicht gleichgültig, so ist für seinen Bestand eine bestimmte absolute Größe notwendig.

Wir finden in der Tat bei Eiern und sonstigen runden Zellen nicht eine beliebige Größe, sondern diese schwankt für das Ei jeder Art, für jede Zelle jeder Art nur innerhalb geringer Grenzen.

Diese von Driesch als „Fixe Zellgröße" bezeichnete Regel ist z. B. von Conklin bei Zwergen der Schnecke Crepidula, die nur $^1/_{25}$ des Volums von Riesen derselben Art ausmachten, nachgeprüft worden: trotz dieser großen Verschiedenheit des Gesamtvolums zeigten Epidermis-, Nieren-, Leber-, Darmkanalzellen und Zellen anderer Gewebe bei Riesen und Zwergen die gleiche Größe und waren bei letzteren nur entsprechend weniger an Zahl.

Ein gutes Mittel, um unter sonst gleichen Bedingungen die Gesamtgröße eines Tieres zu verkleinern, ist die Verkleinerung des Eiausgangsmateriales durch Isolation von Furchungszellen (Blastomeren). Der Bruchteil des Eies, den die isolierten Blastomeren ausmachen, wird nach Driesch „Keimwert" genannt.

Dieser Keimwert wird in Form eines Bruches (m/n) geschrieben, in dem der Nenner (n) die Anzahl der Blastomeren angibt, in welche das Ei bei Vornahme der Isolierung gefurcht war, der Zähler (m) hingegen die Anzahl der Blastomeren des isolierten, zur Weiterentwickelung verwendeten Eiteiles.

Wenn also gleich auf dem Zweizellenstadium eine Isolation vorgenommen wird, so ist bloß der Keimwert $^1/_2$ möglich.

Auf dem Vierzellenstadium kann hingegen der Keimwert $^1/_4$, $^2/_4$ und $^3/_4$ zur Beobachtung gelangen, wobei $^2/_4$ nicht mit $^1/_2$ des Zweizellenstadiums identisch zu sein braucht, weil sich eine der

Blastomeren von der Teilung der einen, die andere von der der zweiten Blastomere des Zweizellenstadiums herleiten kann.

Wurden aus isolierten Blastomeren Larven aufgezogen, die verkleinerte Ganzbildungen darstellen, sozusagen künstliche Zwerge, so ergaben Zählungen nach den Versuchen von Morgan und Driesch, Herlitzka und Boveri, daß die Anzahl der Elemente der Chorda von Phallusia und Amphioxus, des Mesenchyms von Echinus- und Sphaerechinus, der Darmregionen von Asterias usf. dem Keimwerte proportional verkleinert war, hingegen die Zellgröße analoger Zellen bei Larven aus ganzen oder geteilten Eiern die gleiche war.

Analog verhielten sich künstliche Riesen, die aus der Verschmelzung von zwei Seeigeleiern entstanden, also den Keimwert von $^2/_1$ besaßen. Bezeichnen wir die Anzahl der Zellen eines Organes mit $\mathfrak{z}$, so haben wir allgemein die Beziehung $\mathfrak{z} = k \,.\, m/n$, wobei die Konstante k die Zahl angibt, welche das Organ bei dem normalen Keimwerte $^1/_1$ besitzt.

Das Gesetz der fixen Zellgröße gilt nur unter bestimmten Voraussetzungen. Verändert sich die Gestalt der Zellen oder ihre Funktion, so verändert sich auch ihre Größe; Organe, bei welchen die Verkleinerung des ganzen Körpers zu einer funktionellen Verknüpfung mit weniger Zellen führen muß, werden auch selbst eine Verkleinerung erfahren; dies bestätigen in der Tat die Zählungen von Levy an Ganglienzellen großer und kleiner Hunde und anderer Tiere.

Jedoch auch für die runden und gleichwertigen Zellen, z. B. Blastomeren, gilt das Gesetz der fixen Zellgröße bloß unter der Voraussetzung, daß an der Kernmasse nichts geändert wurde. Wir haben bisher die Zellen so betrachtet, als ob sie homogener Substanz wären. Das ist jedoch schon deshalb bloß eine Annäherung, weil ja keine Zelle ohne Zellkern lebensfähig bleibt.

Boveri hat nun durch eine Reihe messender Versuche an Eiern, deren Zellen in bezug auf die Kernmasse verschieden waren, nachgewiesen, daß mit jeder Änderung in der Masse der Kerne eine bestimmte Änderung der Zellgröße mitgegeben ist.

Um die Möglichkeit der genau quantitativen Abänderung der Kernmasse zu verstehen, müssen wir auf die Teile eines Kernes eingehen. Bekanntlich werden in jedem Kern zu bestimmten Zeiten der Kernteilungstätigkeit eine Anzahl von scharfbegrenzten und stark färbbaren Körpern, sogenannte Chromosomen, sichtbar. In allen Zellen eines Tieres scheint stets dieselbe Zahl in einem Kerne zu liegen: eine Ausnahme macht jedoch die reife Geschlechtszelle, mag sie ein Spermatozoon des Männchens, oder eine Eizelle des Weibchens darstellen. Hier findet sich stets die Hälfte der sonst gültigen Chromosomenzahl, also wenn in den Körperzellen 18 vorhanden sind, bloß 9 in den Geschlechtszellen; die geringste mögliche Anzahl in Körperzellen (C_s) ist daher 2, weil dann für die Geschlechtszellen das Minimum einer Anzahl, nämlich 1, übrig bleibt. Allgemein ist also die Zahl der Chromosome (C) in den Geschlechtszellen (G) . . . $C_g = \frac{C_s}{2}$.

Die „Reduktionsteilung“, durch welche aus den unreifen Geschlechtszellen die Hälfte der Chromosomenanzahl ausgeschieden wird, hat nun, wie Weismann auseinandersetzte, die Bedeutung, daß bei der Vereinigung von Spermatozoon- und Eikern, die der Besamung folgt, wieder die normale Chromosomenzahl der Körperzellen hergestellt ist. Bei den folgenden Teilungen werden die einzelnen Chromosomen in 2 Teile gespalten und auf die zwei neugebildeten Zellen verteilt, wo sie auf die normale Chromosomengröße wieder heranwachsen.

Da nun Eier sich auch weiter entwickeln können, wenn bloß der männliche oder der weibliche Vorkern anwesend waren, so gibt es nach Boveri fünf verschiedene Wege, um Körperkerne mit einer geringeren Anzahl von Chromosomen zu erhalten:

1. Es werden vom gleichen Weibchen einerseits kernhaltige, andererseits kernlose Fragmente nach monospermer Befruchtung mit Samen desselben Männchens, zu Larven aufgezogen.
2. Es wird durch einen experimentellen Eingriff die erste Teilung des Eies unterdrückt und dasselbe dadurch gezwungen, seine

Entwickelung mit der doppelten der normalen Chromatinmenge zu beginnen; als Vergleichsobjekt dienen die normalen Larven der gleichen Zucht.

3. Es wird von dem gleichen Weibchen ein Teil der Eier befruchtet und seiner normalen Entwickelung überlassen, ein anderer zu parthenogenetischer Entwickelung gebracht.

4. Eine vierte Möglichkeit ist in der unter dem Namen „partielle Befruchtung“ beschriebenen Abnormität gegeben, bei der in einem monosperm befruchteten Ei der ganze Spermakern in die eine Blastomere übergeht, während der Eikern in typischer Weise auf beide Zellen verteilt ist. Hier stammt also die Hälfte der Larve von einer Blastomere mit normaler[1]), die andere von einer solchen mit der Hälfte der normalen Chromatinmenge ab.

5. Einen ähnlichen Effekt hat Doppelbefruchtung in denjenigen Fällen, wo der eine Spermakern mit dem Eikern verschmilzt, der andere selbständig bleibt und wo dann zwei voneinander unabhängige dizentrische Figuren entstehen. Teilt sich ein solches Ei simultan in vier Zellen, so enthalten zwei von ihnen doppelt so viel Chromatin als die beiden anderen.

Die abnorme Chromosomenzahl erhält sich in allen Körperzellen weiter; die einzelnen Chromosomen stellen nach jeder Teilung ihr typisches Volumen wieder her, und zwar ergab die Messung, daß die Chromosomenanzahl (C) der Kernoberfläche (O_K), nicht dem Kernvolumen (V_K) proportional ist.

$$C = k \,.\, O_K.$$

Die Größe der Larvenzellen war nun bei verschiedener Chromatinmenge nicht mehr eine konstante, sondern das Zellvolumen (V_Z) war der Chromosomenzahl direkt proportional:

$$C = k' \,.\, V_Z$$

---

[1]) Die Chromosomen des Spermakernes scheinen nämlich in diesem Falle nicht die Verdoppelung bei der ersten Furche mitzumachen, so daß sie auch nicht auf die doppelte Menge heranwachsen.

Mithin ist auch $k \cdot O_K = k' \cdot V_Z$, d. h. die Kernoberfläche dem Zellvolumen proportional und das Verhältnis von Kernoberfläche zu Zellvolumen ein konstantes

$$\frac{V_Z}{O_K} = \frac{k}{k'}.$$

Dieser Ausdruck gibt die zuerst von R. Hertwig als „Kernplasmarelation“ bezeichnete Beziehung zwischen Kern- und Plasmamenge in exakterer Formulierung wieder.

Da bei Annahme von kugelförmiger Gestalt der Zelle wie des Zellkernes, muß die Oberfläche des Kernes O_K der Oberfläche der Zelle O_Z proportional sein, also

$$O_K = k'' \cdot O_Z.$$

Setzen wir also an Stelle von O_K den Wert $k'' \cdot O_Z$, so erhalten wir die Formel

$$\frac{V_Z}{k'' \cdot O_Z} = \frac{k}{k'}$$

oder

$$\frac{V_Z}{O_Z} = \frac{k \cdot k''}{k'},$$

wieder eine Konstante.

Es ergibt sich aus unserer früheren Betrachtung der Abhängigkeit des Verhältnisses von Kugelvolum und Oberfläche von der Größe des Radius, nämlich $\frac{V}{O} = \frac{r}{3}$, daß bei Zunahme des Zellhalbmessers der Ausdruck $\frac{V_Z}{O_Z}$ nicht konstant bleiben kann, mithin bei jeder Zunahme der Zelle auch die diesem Verhältnis proportionale „Kernplasmarelation“ gestört werden muß. Wir haben hier aus dem räumlichen Verhalten der Zellen selbst die mathematischen Voraussetzungen für Störungen eines Verhältnisses bei Veränderung der Größe gegeben.

Ehe wir uns der in der Zeit stattfindenden Veränderung von Raumgrößen zuwenden, sei darauf hingewiesen, daß die abgeleiteten Verhältnisse Folgen unseres sogenannten ebenen Raumes sind.

Nur für diesen gilt das Gesetz, daß bei proportional-ähnlicher Vergrößerung das Volumen in der dritten, die Oberfläche aber bloß in der zweiten Potenz zunimmt, ebenso wie für die ebene Fläche die proportional-ähnliche, quadratische Vergrößerung bloß mit einer linearen Vergrößerung des Umfanges (U) verbunden ist; für den Kreis z. B. wäre

$$O = r^2 \pi,$$
$$U = 2r\pi, \quad \text{mithin}$$
$$\frac{O}{U} = \frac{r}{2}$$

und mit zunehmendem Halbmesser verschöbe sich das Verhältnis zuungunsten von U.

Stellen wir uns jedoch eine stetig gekrümmte Fläche, z. B. von der Krümmung einer Kugeloberfläche vor, so ist es leicht einzusehen, daß dann keine solche Beziehung zu bestehen braucht. Zwar nimmt auch hier die Fläche im quadratischen, der Umfang im linearen Verhältnisse von r zu oder ab, aber das Verhältnis bleibt nicht durch $\frac{r}{2}$ ausgedrückt. Dehnt sich im Beispiel der Kugelschale die Fläche aus, so erreicht der Umfang einen Maximalwert bei Erreichung des Äquators ($2r\pi$), um dann bei weiterer Ausdehnung abzunehmen und bei Erreichung der Gesamtkugel = 0 zu werden. Übertragen wir aus der zweiten Dimension unsere Betrachtung wieder in die dritte, so müßten sich bei stetig gekrümmten Räumen (die freilich der vierten Dimension, so wie die gekrümmten Flächen der dritten angehören) die Volums- und Oberflächenverhältnisse ganz verschieden verhalten können und mithin auch die Kernplasmarelation und die übrigen mit diesem Verhältnisse zusammenhängenden biologischen Erscheinungen sich anders abspielen.

Wir können also die Beschaffenheit unseres Raumes für gewisse biologische Beziehungen verantwortlich machen.

III.

Zeit und Geschwindigkeit.

Während wir für die Abgrenzung eines kugelförmigen Tropfens keine weiteren formbildenden Kräfte in Anspruch zu nehmen brauchen, als die durch die Nichtmischbarkeit zweier Medien gegebenen, tritt an uns die Forderung nach besonderen Ursachen heran, sobald bei einem Gebilde nach verschiedenen Richtungen im Raume verschiedene Begrenzungswerte auftreten. Mag es sich hierbei um die Ausbreitung einer Bewegung, oder die Gestalt eines plastischen Körpers oder um wachstumsfähige Formen, wie bei Kristallen und Organismen handeln. Diese Ursachen können entweder in der bestimmt gerichteten Einwirkung äußerer Kräfte, oder in der besonderen inneren Beschaffenheit der die betreffende Form aufweisenden Körper gelegen sein. So wird z. B. die Einwirkung der Schwerkraft einen hängenden Tropfen etwas in der Richtung gegen den Erdmittelpunkt ausdehnen, die Adhäsion mit einer Unterlage einen aufsitzenden Tropfen stark abplatten; erstarrt der Tropfen in diesen Zwangslagen, so wird er die aufgezwungene Form auch nach Befreiung aus derselben beibehalten.

Solche äußere Ursachen lassen sich für die wachsenden Substanzen nicht annehmen.

Sowohl die Entwickelung bestimmter Kristallgestalt als auch die einer spezifischen Art von Lebewesen geschieht aus der, wenigstens der äußeren Begrenzung nach undifferenzierten Masse durch innere Vorgänge. Es stellt sich mit der Zeit eine verschiedene Begrenzung der Richtungen im Raume heraus.

Der Ausgangspunkt sei ein kugeliger Tropfen geringer Ausdehnung. Betrachten wir den wachsenden Körper einige Zeit, so kann auf einem Radius das Wachstum rascher vorgeschritten, auf einem anderen zurückgeblieben sein usf., auf welche Art eine spezifische Figur entsteht. Den von einem Punkte in der Zeiteinheit zurückgelegten Weg nennen wir dessen Geschwindigkeit (v). Wir erhalten dieselbe, indem wir den im beobachteten Zeitintervalle (t) gemessenen Weg (s) durch das Zeitintervall dividieren:

$$v = \frac{s}{t}.$$

Wir können diese Geschwindigkeitsformel, welche für die Bewegung der Körper, auch der Lebewesen, angewendet wird, auf die Wachstumsgeschwindigkeit übertragen, indem wir die Verschiebung der Begrenzung in einem Radius als einen von der Begrenzung zurückgelegten Weg betrachten.

Um eine Wachstumsgeschwindigkeit zu messen, verfahren wir demgemäß so, als ob wir eine Bewegungsgeschwindigkeit ermitteln wollten: wir subtrahieren die am Beginne der Beobachtungszeit ermittelte Länge (L) von der nach Ablauf der Beobachtungszeit (T) ermittelten (L'), und dividieren durch die Zeit:

$$v_\alpha = \frac{L' - L}{T}$$

Ist die Wachstumsgeschwindigkeit in verschiedenen Radien einer wachsenden Form eine verschiedene, so kann dieselbe in den einzelnen Radien mit der Zeit sich gleichbleiben. Ist dies der Fall, so bleibt die neue Form der alten ähnlich, proportional.

Wir werden ein solches Verhalten erwarten können, wo Wachstum ohne Differenzierung vorkommt: denn dann erfolgt bei gleichbleibenden äußeren Differenzierungen in gleichen Intervallen der gleiche Größenzuwachs.

Solche Verhältnisse finden sich z. B. bei Pflanzenwurzeln, wie Berechnungen nach Angaben von Sachs und Pfeffer zeigen:

	Zuwachs: (L′ — L) L = 0 gerechnet.		Stunden	T (Tage)	v_α	
Sachs:	17,3	:	24	[1] =	0,72	0,7 ± 0,03
	32,0	:	48	[2] =	0,67	
	52,0	:	72	[3] =	0,72	
Pfeffer:	4,6	:	6	[1/2] =	0,77	0,8 ± 0,03
	20,0	:	24	[3] =	0,83	

Analoges fand ich bei Messungen an den Larven der Gottesanbeterinnen, welche keine vollkommene Metamorphose besitzen, deren Larvenstadien daher außer in der Größe und einigen untergeordneten Merkmalen relativ wenig von einander differieren.

Wurden auf der Ordinatenachse die Zeiten der Häutungen — es dienten zum Messen die abgeworfenen Häute — von links nach rechts aufgetragen und darüber die zugehörigen Maße der Länge des Thorax oder Femur oder der Tibia, so ergab sich eine gerade Linie, also die geforderte Proportionalität zwischen Zeit und Weg: $s = k \cdot t$, mithin $v_\alpha = \frac{k \cdot t}{t} = k$, d. h. die Wachstumsgeschwindigkeit blieb während der untersuchten Periode konstant.

Es mag hinzugefügt werden, daß der Wert für v_α bei verschiedenen Exemplaren derselben Art um das Doppelte schwanken konnte, aber stets die gleichförmige Geschwindigkeit innerhalb eines Exemplars gewahrt blieb. An dem allgemeinen Zutreffen der gleichf. Geschwindigkeit hindert auch nicht, daß die spinnenförmig langen Extremitäten der aus dem Ei geschlüpften Gottesanbeterinnen immer mehr im Verhältnis zur Körperlänge abnehmen: sie besitzen bloß von Anfang an eine entsprechend geringere, aber doch für sich konstante Wachstumsgeschwindigkeit. Ein Tier brauchte z. B. vom Tage des Ausschlüpfens bis zum Verwandlungstage 148 Tage und dessen Totallänge stieg von 7 auf 52 mm, also war die Wachstumsgeschwindigkeit der Totallänge $v_\alpha = \frac{52 - 7}{148} = 45 : 148 = 0{,}304$ mm pro Tag. In analoger Weise ergab sich für das Halsschild $v_\beta = 0{,}085$,

für den Schenkel (Femur) eines Fangbeines $v_\gamma = 0{,}074$, für die analogen Schienen (Tibien) bloß $v_\delta = 0{,}044$ mm pro Tag.

Bleiben die verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeiten einzelner Körperabschnitte im Verlaufe der Zeit konstant, so könnte noch bei verschiedenen Exemplaren das Verhältnis zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit zweier Körperteile ein und desselben Tieres schwanken, also z. B. $\frac{v_\beta}{v_\gamma}$ nicht konstant sein. In der Tat fand sich jedoch in unserem Spezialfalle dieses Verhältnis annähernd konstant und zwar

$$\frac{v_\beta}{v_\gamma} = 1{,}1 \text{ bis } 1{,}2 = k.$$

Es ist also die „Korrelation" der Wachstumsgeschwindigkeiten bei dieser Tierart eine große und die Variabilität in bezug auf die Größenverhältnisse zweier Organe, die geometrische Ähnlichkeit der Form eine geringe. Wir werden auf diese Beziehungen gelegentlich der Besprechung der Variabilität wieder zurückkommen.

Für den Menschen ist der Längenzuwachs vom 2.—17. Lebensjahre mit 4—6 cm pro Jahr zu veranschlagen. Später sinkt derselbe rapid. Wir können also im allgemeinen den Erfahrungssatz aufstellen, daß solche Organismen oder wachsende Formen, die unter gleichmäßigen inneren Bedingungen (ohne Veränderung der Differenzierung!) wachsen, bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen in gleichen Zeitteilen den gleichen, absoluten Größenzuwachs erfahren. Da es sich beim Wachstum nicht um das Vorschieben eines Grenzpunktes, sondern um die Vergrößerung des Raumvolumens handelt, so interessiert uns vor allem die Summe (Σ) der Größenzuwachse in der Zeiteinheit. Diese wird analog dem Längenzuwachs aus der Division der Differenz aus neuem (V′) und altem Volumen (V) dividiert durch Wachstumszeit gemessen:

$$\Sigma v_\alpha = \frac{V' - V}{T}.$$

Nur wenn das Wachstum in einer bestimmten Richtung (Länge) vorwiegend stattfindet, werden wir unter Vernachlässigung der anderen Dimensionen (Breite, Dicke) eine Proportionalität zwischen einer

Längenwachstumsgeschwindigkeit und der Summe aller Zuwachse in der Zeiteinheit, der Größenwachstumsgeschwindigkeit erhalten, denn nur dann wird $V' - V = k \cdot (L' - L)$, da

$$V' = k \cdot L' \text{ und}$$
$$V = k \cdot L$$

sich darstellt; sohin aus

$$v_\alpha = \frac{L' - L}{T}$$

und

$$\Sigma v_\alpha = \frac{V' - V}{T} = \frac{k\,(L' - L)}{T} = k \cdot v_\alpha \text{ folgt.}$$

Angenähert gilt daher für die langgestreckten Wurzeln, Heuschrecken oder Menschen die Längenwachstumsgeschwindigkeit = Größenwachstumsgeschwindigkeit.

Betrachten wir einen anderen Fall, z. B. einen proportional sich vergrößernden Würfel, so ist das Längenwachstum senkrecht auf eine Würfelfläche als $\frac{L' - L}{T}$ zu bezeichnen und das Größenwachstum $\frac{V' - V}{T} = \frac{L'^3 - L^3}{T}$.

Da die Differenz aus zwei beliebigen Zahlen der Differenz aus den dritten Potenzen derselben Zahlen nicht proportional ist, so kann in diesem Falle nicht dieselbe Regel für Längen- und Größenzuwachs bestehen. Es muß also zunächst empirisch ermittelt werden, welches Wachstum der Zeit proportional ist: das Längen- oder das Volumwachstum oder auch noch das Oberflächenwachstum $\left(\frac{O' - O}{T}\right)$.

Für Kristalle von Jodkalium fanden Archibald und Richard in gleichen Zeiten gleiche Volumzunahme.

Für Lebewesen scheinen merkwürdigerweise messende Versuche dieser Art nicht in genügender Menge vorzuliegen: hier wird sich ein weites Arbeitsgebiet der Anwendung von Mathematik erschließen.

Möglich wäre es, daß überhaupt nicht die Größe des Längenmaßes, sondern die Massen in Betracht kommen. Diese messen

wir durch das Gewicht; Einheit ist das Gewicht eines Kubikzentimeters Wasser (bei 4^0 C) = 1 g. Ist die Masse in einem Körper durchaus gleichförmig, wie meist bei Kristallen, so wird sie dem Volumen proportional sein und ein gleicher Volumzuwachs wird einem gleichen Massenzuwachs entsprechen.

Ist die Masse zwar nicht gleichförmig, aber doch der Größe im ganzen proportional, so werden für sie dieselben Beziehungen gelten wie für letztere, wir erhalten

$$v_\alpha = \frac{M' - M}{T} = k \cdot \frac{(V' - V)}{T} = x \cdot \frac{(L' - L)}{T}.$$

Beim Menschen ist die Gewichtszunahme vom 1.–20. Jahr der Zeit proportional. Wir haben bisher den Größenzuwachs ohne Rücksicht auf die Anfangsgröße der in Betracht kommenden Masse untersucht, also die absolute Wachstumsgeschwindigkeit ermittelt. Wollen wir feststellen, in welchem Verhältnis sich die Masse vergrößert hat, so müssen wir die absolute Wachstumsgeschwindigkeit jeweils durch die Anfangsgröße dividieren und erhalten die relative Wachstumsgeschwindigkeit $v_\varrho = \frac{v_\alpha}{M}$.

Falls die absolute Wachstumsgeschwindigkeit eine konstante ist ($v_\alpha = k$), so muß bei der Zunahme der Masse M um k in jeder Zeiteinheit, die relative Wachstumsgeschwindigkeit $v_\varrho = \frac{v_\alpha}{M + k'T}$ mit zunehmender Zeit stets abnehmen und zwar, wenn wir von einer verschwindend kleinen Anfangsmasse $M \doteq 0$ ausgehen, der Zeit verkehrt proportional sein:

$$v_\varrho = \frac{v_\alpha}{k' \cdot T} = \frac{k}{k'} \cdot \frac{1}{T}.$$

Aus der Gleichung $v_\varrho = \frac{k}{M}$ und $M = k' \cdot V$ geht ohne weiteres die verkehrte Proportionalität zwischen relativer Wachstumsgeschwindigkeit und Größe hervor:

$$v_\varrho = \frac{k}{k'} \cdot \frac{1}{V}.$$

In diesen beiden Sätzen spricht sich die Erscheinung aus, daß uns bei sonst gleichförmigem Wachstum doch größere und ältere Tiere weniger zuzunehmen scheinen als kleinere und jüngere, da unsere Sinnesorgane relative Größen besser unterscheiden. Hierzu kommen nun freilich die mit periodischen Differenzierungen verbundenen Wachstumsverschiedenheiten, welche bedeutende Korrekturen der Wachstumssätze bedingen.

Ebenso wie mit jeder Differenzierung die Größenverhältnisse der Zellen wechseln, wechseln mit den Differenzierungen die Wachstumsgeschwindigkeiten. Es kann im Ei überhaupt unter Umständen gar kein Wachstum (Substanzzunahme) stattfinden. Es können ferner durch Häutungen, d. i. der periodische Abwurf der beengenden Haut, treppenförmige Kurven für die Wachstumsgeschwindigkeit zustande kommen, die freilich auf den Gesamtverlauf der Kurve nicht von Einfluß zu sein brauchen (Gottesanbeterinnen). Vor allem ist aber die Wachstumsperiode bei vielen Organismen überhaupt eine beschränkte.

Während die meisten niederen Tiere zeitlebens fortzuwachsen scheinen, ist bei den höchsten Gruppen der Arthropoden und Vertebraten eine bestimmte Grenze für das Wachstum gesetzt. Im Gegensatze zu den fortwachsenden Krebsen beenden die echten Insekten ihr Wachstum mit der Metamorphose, so daß die ansteigende Kurve in eine gleichbleibende Horizontale übergeht.

Bei den Wirbeltieren schließen die Vögel und Säugetiere ihr Wachstum ungefähr mit der vollen Entfaltung der Geschlechtsreife ab und schon vorher nimmt die absolute Wachstumsgeschwindigkeit bedeutend ab: so sinkt sie nach Daffner von 4,2 cm pro Jahr bei 16—17jährigen Männern, auf 2,7 bei 17—18jährigen, 1,7 bei 18—19jährigen und 0,8 bei 19—20jährigen, später meist rasch auf 0 (freilich scheint es sich bloß um die Längen-, nicht Massenwachstumsgeschwindigkeit zu handeln!).

Während in vielen Fällen der Eintritt eines verschiedenen Differenzierungszustandes des Imaginalstadiums oder der Geschlechtsreife, auch der „großen Periode“ bei den Pflanzen, an dem Erlöschen

des Wachstums schuld zu sein scheint, reicht in anderen Fällen vielleicht zur Erklärung des Erlöschens das vorhin erläuterte Verhältnis von Oberflächen und Volumen aus, welches sich mit zunehmender Größe immer ungünstiger gestalten muß.

Es tritt nun, nachdem der Verlauf des Wachstums einer mathematischen Betrachtung unterzogen worden ist, die Frage wieder an uns an: welche Ursache überhaupt für die Zunahme von Masse in bestimmten Richtungs- und Geschwindigkeitsverhältnissen maßgebend sei?

Hierüber können wir zurzeit nur soviel sagen, daß verschiedene chemische Stoffe verschiedene Wachstumsrichtungen und Geschwindigkeiten bei der Kristallisation entfalten und andererseits, daß die Organismen verschiedener Art aus verschiedenem Plasma entstehen, Plasmaarten, die graduell nach der Verwandtschaft der Organismen sich abstufen, deren größerer und geringerer Verwandtschaftsgrad z. B. durch die sogenannten Präzipitinreaktionen im Reagenzglase quantitativer Untersuchung zugänglich sind. Vielleicht werden wir mit der Zeit, wie z. B. für die Kristalle ein Zusammenhang zwischen Molekülanordnung und Kristallgestalt bei den rechts- und linksdrehenden Substanzen erkannt werden konnte, auch bei den Lebewesen noch tiefer in diese Beziehungen zwischen Wachstumsrichtungen und Stoffkonstitution einzudringen vermögen. Wahrscheinlich handelt es sich um das verschiedene Wachstum der verschiedenen Stoffe, welche schon in ein und demselben Ei vorhanden sind, sowie der durch ihre Wechselwirkung entstehenden neuen wachstumsfähigen Substanzen. Die Wachstumsfähigkeit müssen wir nun aber wie bei den anorganischen kristallisierenden Substanzen, auch bei den organischen Formen als eine Qualität der Stoffe betrachten, ebenso wie es ihre Farbe, ihre Elastizität, ihre Härte usf. sind; freilich ist die Hoffnung nicht ausgeschlossen, viele dieser Qualitäten schließlich aus der Kombination von Quantitäten einer geringen Anzahl von Qualitäten ableiten zu können.

Es frägt sich, welche Art von Kraft wir für die vorliegenden Wachstumssätze verantwortlich machen können?

Für die Formel $v_\alpha = k$ würde die einmalige Stoßkraft oder der Impuls ausreichen, allerdings nur unter der Voraussetzung, daß keine Widerstände der Kraft entgegenarbeiten. Da wir dies nicht annehmen können, weil der Raumvergrößerung viele solche entgegenstehen, wie Oberflächenspannung, Schwerkraft, Luftdruck u. a. m., so kommt eher eine konstant wirkende Kraft in Betracht, und die tatsächlich erreichte Geschwindigkeit stellt bloß ein zwischen Kraft und Widerstand in jeder Zeiteinheit erreichtes Gleichgewicht dar.

IV.

Energie.

Wenn ein Körper eine Arbeit leisten soll, so kann dies entweder durch die Einwirkung äußerer Kräfte geschehen, wie beim Abschleudern eines Steines aus einer Schleuder, oder die Arbeit wird aus einem im Körper angesammelten Arbeitsvorrat bestritten, wie bei der Explosion eines Pulverfasses.

Wir nennen bekanntlich die Fähigkeit zur Arbeitsleistung Energie. Dieselbe ist aktuell, wenn sie in Arbeitsleistung tatsächlich begriffen, potentiell, wenn sie vorhanden ist, ohne noch Arbeit zu leisten. Ebensowenig wie irgendwo Masse neu entsteht, ohne von anderem Orte hinzugelangen, entsteht Energie, ohne von einer anderen Quelle bezogen worden zu sein. Da wir die Organismen Arbeit verschiedenster Art, wie Bewegungen, Formvergrößerungen und so fort ausführen sehen, so müssen wir nach ihren Energiequellen forschen.

Betrachten wir einen wachsenden Körper, etwa eine im Dunkeln keimende Bohne oder ein in reinem Seewasser sich entwickelndes Seeigelei, so steht denselben eine äußere Energiequelle nicht zur Verfügung, solange die Temperatur konstant gehalten wird.

Es muß also potentielle Energie im wachsenden Körper selbst vorhanden sein; dieselbe stammt aus den chemischen Verbindungen, die unter Energieverbrauch (sei es Sonnenstrahlung bei grünen Pflanzen, sei es Aufnahme energiehaltiger Nahrung bei den Tieren) im Körper der Lebewesen aufgebaut worden sind.

Es sind dieselben Energiequellen, welche die Bewegungen und das Wachstum speisen. Während für die Größenwerte der Energien, die zu Bewegungen oder zu bestimmten Stoffwechselleistungen verbraucht werden, in der Physiologie zahlreiche Werte vorliegen, ist die „Entwickelungsarbeit“ von Tangl (und Farkas) durch Bestimmung des Verlustes an chemischer Energie von Vogel-, Fisch-, Insekteneiern und Pflanzenkeimen nach der Entwickelung bloß indirekt ermittelt worden. Dennoch wäre die Anwendung einer direkten Maßmethode dankbar, und ich hoffe mich demnächst im Vereine mit Prof. Durig an diese Aufgabe zu machen.

Wie wird eine solche Energiemessung vorgenommen? Da wir verschiedene Energiequalitäten, wie mechanische Energie, Wärme, strahlende Energie usf. kennen, welche ineinander sich umwandeln können, aber kein Zuwachs von Energie aus dem Nichts entstehen, also die Summe aller Energien eine konstante sein soll:

$$\Sigma E = k,$$

so muß beim Übergang einer Energie in die andere ein bestimmtes zahlenmäßiges Äquivalent angegeben werden können, welche das Verhältnis derselben Energiemenge in Einheiten der beiden Qualitätsmaßsysteme ausdrückt: $\frac{1\,E_1}{1\,E_2} = k_{Ä}$. Am bequemsten zur Messung ist das älteste berechnete Äquivalent, nämlich das der Umwandlung mechanischer Energie in Wärme. Die mechanische Energie, welche 1 Kilogramm um einen Meter hebt, genügt bloß zur Erwärmung eines Kilogramm Wassers um $^1/_{428}{}^0$ oder umgekehrt eine Wärmemenge von einer Kilogrammkalorie, d. i. die zur Erwärmung 1 kg Wassers um 1 Grad notwendige Menge vermag 1 Kilogramm um 428 Meter zu heben oder 428 Kilogramm um 1 Meter. Wird nun ein Prozeß unter sorgfältiger Gleichhaltung der äußeren Temperatur in einem durch schlechten Wärmeleiter isolierten Schranke ohne weitere Energiezufuhr von außen beobachtet, so wird bei der Arbeitsleistung, sei es nun Bewegung oder Stoffwechsel oder Wachstum, eine Temperatursteigerung konstatierbar sein, da jede Energie bei Arbeitsleistung in Wärme mindestens zu einem gewissen Teile überzugehen strebt. Kennt man die Wärmemenge, die erforderlich ist, um denselben Apparat ohne

Vorsichgehen der genannten Prozesse um einen bestimmten Temperaturgrad zu erhöhen, so kann nun das Wärmeäquivalent der bei dem Prozesse geleisteten Arbeit gefunden werden.

Wir müssen unbedingt für die Aufstellung einer Energieart verlangen, daß sie nach einem bestimmbaren Äquivalent in andere uns bekannte Energien sich überführen lasse. Von einer „Lebensenergie“ oder „Seelenenergie“ zu sprechen, ehe diese Forderung für „Leben“ oder „Seele“ erfüllt ist, führt zu einer völligen Inhaltslosigkeit des Energiebegriffes.

Soweit bisher bekannt, findet sich auch nirgends in den quantitativen Umsetzungen des Tierkörpers eine Lücke, wo eine solche andere Energie hinzuaddiert oder subtrahiert werden müsste, um das Gesetz von der Erhaltung der Energie zu Rechte bestehen zu lassen.

Darüber, wann die Umwandlung einer Energie in die andere übergeht, ist andererseits in der anorganischen Welt ebensowenig etwas durch das genannte Gesetz angesagt, wie in der organischen.

Die anscheinende Unabhängigkeit vieler Äußerungen der Lebewesen von den uns bekannten Energien liegt in ihrer Verwendung von potentieller Energie, die oft sehr plötzlich in aktuelle Energie übergeht.

Wir können bei Arbeitsprozessen von einer Transformation der Energie, d. i. Übergang von einer Energiequalität in die andere oder von einer Auslösung der Energie sprechen, d. i. Vermittelung des Überganges potentieller Energie in aktuelle durch eine Kraft, die an dem Körper selbst keine Arbeit verrichtet: z. B. die eine Unterlage eines Steines wegziehende Muskelkraft.

Bei der reinen Transformation muß, wenn eine aktuelle Energie in eine andere übergeht, das quantitative Verhältnis gewahrt sein: $E_{A_1} = k \cdot E_{A_2}$, wobei k das Äquivalent der beiden Energien darstellt: $k = \frac{E_1}{E_2}$; bei der reinen Auslösung besteht zwischen der energieauslösenden Kraft E_{A_1} und der ausgelösten aktuellen Energie E_{A_2} überhaupt keine feste Beziehung, sondern dem Energieerhaltungsgesetz wird durch den Übergang einer entsprechenden Menge auf-

gestapelter „latenter“ oder „potentieller“ Energie der Qualität E_2 genügt, so daß der Arbeitsprozeß sich durch die Gleichung $E_{P2} + E_{A2} = k_E$ (gesamte Energiemenge des Systems) ausdrücken läßt: vermindert sich die potentielle Energie um x, so muß sich die aktuelle um dieselbe Ziffer erhöhen:

$$E_{P2} - x + E_{A2} + x = k_E.$$

Außer durch Transformation und Auslösung kann ein Körper auch aktuelle Energie durch einfache Übertragung seitens eines andern Körpers erhalten; Beispiel: Stoß einer Billardkugel an eine andere, hier liegt der einfachste Fall vor:

$$E_{A1} = E_{A1}.$$

Bei den Lebewesen kommt dieser Fall außer bei rein passiven Bewegungen, Mitgetragenwerden von Luftströmungen bei „fliegenden“ Krustazeen und Spinnen auf Netzen, von Wasserströmungen bei Kugelfischen wenig in Betracht.

In den meisten Fällen findet eine Transformation von Energie statt, indem zunächst unter Benutzung äußerer Energiequellen (Wärme, Licht, Nahrung mit geringerer chemischer Spannkraft) latente chemische Energie gesammelt wird, die bei den definitiven Lebensprozessen, Wachstum und Bewegung in aktuelle kinetische Energie und Wärme wiederverwandelt wird.

Da die Wärmeaufnahme eines und desselben Körpers von der Temperatur der Umgebung abhängt und im allgemeinen mit ihrer Temperaturzunahme steigt, so wird in der gleichen Zeit eine größere Wärmemenge zur Umwandlung in andere Energien zur Verfügung stehen, je höher die Temperatur der Umgebung ist.

Es hatte sich nach den Untersuchungen van't Hoffs über die Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Stoffe bei verschiedenen Temperaturen herausgestellt, daß einer Temperaturzunahme um 10^0 C eine doppelte bis dreifache Geschwindigkeit entsprach ($Q_{10} = 2$ bis 3)[1].

---

[1]) Nach Nernst und Brunner kann dieses Gesetz auf heterogene Systeme nicht angewendet werden, da für diese namentlich die gegenseitige Diffusion der verschiedenen Stoffe in Betracht kommt; Q_{10} stellte sich für einige Fälle als 1,5 heraus

Dasselbe Gesetz fand seine Bestätigung für biologische Prozesse der verschiedensten Art und zwar nicht nur durch neue quantitative Versuche, sondern auch bei Nachprüfung älterer Zahlenangaben auf diese Regelmäßigkeit hin.

So folgt diesem Gesetze die Atmung der Gewächse (Clausen), namentlich die Kohlendioxydassimilation (Kanitz), die Kohlensäureproduktion (Abegg) nach Versuchen am Regenwurm (Konopacki), Frosch (Schulz) und Kaninchen (Pflüger), was die bei höheren Wärmegraden rasch eintretenden Krämpfe bewirkt (Winterstein, Bethe), dann die Erhöhung der Giftigkeit (Führer), womit die Immunität winterschlafender Tiere (Hausmann) zusammenhängen dürfte, die enzymatische Zersetzung bei Emulsin (Tamann); die Minimalzeit, welche für die Wirkung hypertonischer Lösungen zur Erzielung künstlicher Parthenogenese notwendig ist (Loeb); ferner die Askosporenbildung der Hefe und die normale Vermehrungsweise der Sprosse (Herzog), die Embryonalentwickelung von zwei Froscharten (Hertwig), Seeigeln (Peter) und der Gottesanbeterinnen (Przibram), das Wachstum der letzteren bis zur Verwandlung (Przibram), die Verkürzung der Puppenruhe (Merrifield, nach meiner Berechnung) verschiedener Schmetterlinge; die Herzschläge der Schildkröte (Snyder), der Rhythmus der pulsierenden Vakuole verschiedener Infusorien (Kanitz), endlich die Laufgeschwindigkeit der Gottesanbeterinnen vor Nahrungsaufnahme (Przibram). Der Schluß Loebs, daß die Übereinstimmung des Temperaturquotienten bei chemischen und biologischen Prozessen letztere durchaus als chemische erscheinen lasse, scheint mir jedoch insoferne nicht zwingend, als auch eine Reihe physikalischer Prozesse derselben Regel folgen.

Es sind dies die Ausflußgeschwindigkeit von Metallen (Tamann und Werigin) und die elastischen Nachwirkungen (Wiechert).

Für eine Reihe anderer Prozesse ist die quantitative Übereinstimmung noch nicht nachgewiesen, die Geschwindigkeitszunahme mit der Temperatur aber auffallend: so bei der Bewegung der sogenannten Myelinformen weicher Kristalle (Krafft), der Kristallisationsgeschwindigkeit (Tamann) und zwar auch dort, wo keine Verdunstungszunahme eintreten kann, wie beim plastischen Schwefel

(Kastle und Kelley) oder bei teilweiser Temperatursenkung innerhalb verschiedener Temperaturintervalle (Rauber). Die Verdunstung von Wasserdampf selbst scheint nach freilich spärlichen Versuchen (Pallich) je nach der Weite des Gefäßes 51 bis 64 mm $Q_{10} = 1{,}77$ bis $2{,}57$ zu besitzen und hier müßte sich der direkte Zusammenhang zwischen der Größe der Wärmeschwingung kleinster Teile und der aktuellen Beweglichkeit großer bei eingehender Untersuchung in Übereinstimmung mit der kinetischen Wärmetheorie ergeben.

Lohnend wäre eine vergleichende quantitative Untersuchung der Regenerationsgeschwindigkeit bei Tieren, die ja sicher mit der Temperatur unbeschadet unnatürlicher Lebenslage (Kammerers Versuche am Grottenolm) zunimmt und bei vor der Verdunstung geschützten Kristallen, deren Regenerationsgeschwindigkeit unbeeinflußt von der gleichzeitigen Erhöhung der Verdunstungs- und eventuell einer gleichen, aber entgegengesetzten der Löslichkeitsgeschwindigkeit erhalten werden könnte. (Die Löslichkeitsgeschwindigkeit geht nach Le Blancs Untersuchungen der Kristallisationsgeschwindigkeit bei gleicher Temperatur parallel.) [1])

Für die Auffassung des biologischen Temperaturquotienten dürften die Untersuchungen van Rysselberghes über die zunehmende Permeabilität des lebenden Protoplasmas für Wasser und gelöste Stoffe bei höherer Temperatur von Wichtigkeit werden. Zwischen $0—20^0$ folgt dieselbe annähernd van't Hoffs Gesetz; rechnet man die Durchdringungsgeschwindigkeit bei 0^0 als 1, so ist sie bei 6^0 2, bei 16^0 6, also $Q_{10} = 3$.

Der Temperaturquotient kann natürlich nur solange gelten, als die ganze zugeführte Wärme wieder in andere Energie gleicher Art umgesetzt wird. Findet bei Erreichung irgend einer Temperatur eine Auslösung eines anderen Energie-Umsatzes statt, so wird ein anderer Wert sich ergeben müssen. Es wird dies überall dort sein, wo Zustandsänderungen im Innern des Körpers auftreten, z. B. Ge-

---

[1]) Marc (Zeitschr. f. physik. Chemie, LXI, 385, 1908) findet nach einer andern Methode zur Messung der Wachstumsgeschwindigkeit allein für Kaliumsulfat $Q_{10} \doteq 1{,}6$.

rinnung bei einer bestimmten, der sog. ,,Koagulationstemperatur". Diesen Punkt erreicht jedes Plasma und daher auch alle Organismen zwischen 35 und 70^0 (mit Ausnahme ganz getrockneter Samen und Sporen), so daß bei Annäherung an denselben ein Optimum überschritten wird, die Geschwindigkeit biologischer Prozesse sinkt und bei Erreichung desselben (der Maximaltemperatur für die Lebensfähigkeit) = 0 wird.

Um uns diese Verhältnisse zu verdeutlichen, können wir entweder die Gleichung für die Beschleunigung einer bei der Temperatur t konstanten Geschwindigkeit (k) bei Temperaturerhöhung um 10^0 (k_{t+10}) berücksichtigen oder uns die Kurve entwerfen.

Die Beschleunigung ist gegeben durch das Verhältnis der Geschwindigkeit bei höheren zu der bei 10^0 niedrigerer Temperatur,

$$Q_{10} = \frac{k_{t+10}}{k_t}.$$

Dieses Verhältnis ist für gleiche Werte von t ein konstantes für die verschiedenen Prozesse, jedoch mit wachsendem t sinkt der Wert von Q bei allen bisher daraufhin untersuchten Prozessen, so daß er schon bei der Optimaltemperatur geringer ist als vorher, den Wert 1 passiert und dann rasch zum echten Bruch abfällt, um bei der Maximaltemperatur = 0 zu werden.

Veranschaulichen wir uns die Verhältnisse durch eine Kurve (Fig. 2), indem wir auf der Abszissenachse die Zeiten t, $t + 10$, $t + 2 \times 10$, $t + 3 \times 10$ usf. auftragen und auf den Ordinaten die Geschwindigkeiten, jene über t als 1 angenommen, so erhalten wir eine immer steiler ansteigende Kurve, solange wir Q als konstant, beispielsweise = 3 annehmen können. Da in Wirklichkeit Q mit zunehmendem t fällt, so wird die Steilheit immer mehr gemildert, bis sie nach dem Optimum in eine Horizontale übergeht und dann rasch gegen das Maximum abfällt.

Die strenge quantitative Abhängigkeit der Geschwindigkeitsbeschleunigung von der Temperatur spricht für eine reine Transformation, nicht für eine Wirkung der Wärme als „auslösenden Reiz"; dagegen stellt sich die Abnahme nach Erreichung des Maximums als Auslösungserscheinung dar.

Deutlich wird der Unterschied zwischen einem auslösenden Reize und einer Transformation bei dem Beispiele laufender Gottesanbeterinnen. Diese Insekten haben die Eigenschaft, dem Lichte

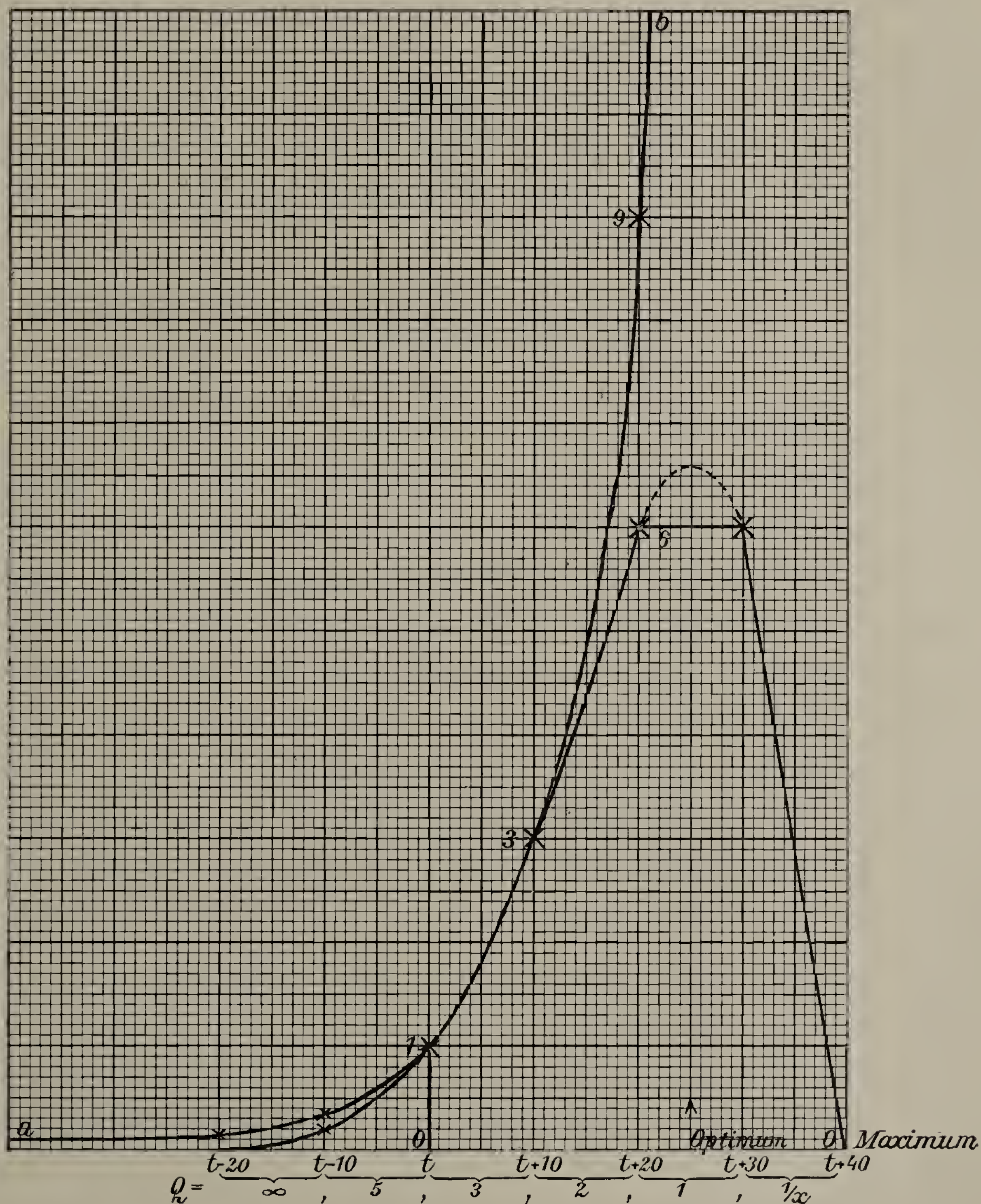


Fig. 2.

Kurve der Temperaturabhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeiten.

zu- und von der Erde emporzulaufen. Stellt man einen „Laufkasten" schräg aufwärts gegen das Fenster gerichtet und gibt in den unteren Rand desselben eine Gottesanbeterin, so werden die

durch das Auge des Tieres einfallenden Strahlen und die Wirkung der Schwerkraft eine Laufbewegung nach aufwärts auslösen. Die Geschwindigkeit derselben wird jedoch innerhalb weiter Grenzen nicht durch Lichtstärke (und Größe der Schwerkraft?), sondern durch die Temperatur bestimmt. Zerstört man den Auslösungsmechanismus durch Zerstören der optischen Ganglien (Enthauptung), so wird die Umsetzung der Wärme in entsprechende chemische Spannkraft noch vor sich gehen, aber deren Umsatz in die aktuelle Energie der Bewegung unterbleibt.

V.

Gleichgewicht.

Ein Körper, der keine besonderen Einrichtungen zur Aufrechterhaltung einer Eigentemperatur besitzt, nimmt allmählich die Temperatur der Umgebung an. Ist er kälter als diese, so bezieht er Energie, ist er wärmer, so gibt er Energie ab und zwar solange, bis er mit seiner Umgebung die gleiche Temperatur besitzt oder was dasselbe ist, bis jede Masseneinheit des Körpers wie der Umgebung durch jede weitere Verschiebung eine noch größere Ungleichheit aufweisen würde. Ist dieser Zustand erreicht, so befindet sich der Körper im thermischen Gleichgewichte mit der Umgebung. Ist ein Körper von der Umgebung thermisch isoliert und ein Teil des Körpers kälter, der andere wärmer, so wird vom wärmeren Körperteile solange Energie zum kälteren überströmen, bis nunmehr die Temperatur im ganzen Körper gleich ist, er also selbst ein Temperaturgleichgewicht aufweist. Dasselbe automatische Gleichgewichtsspiel wiederholt sich bei anderen Energien, z. B. beim elektrischen Potential auf Leitern, beim hydrostatischen Drucke in U-Röhren, bei der Oberflächenspannung an flüssigen und halbflüssigen oder von einer Membran umgebenen Tropfen. Es ist dies die Ursache für die Annahme der Kugelgestalt, bei einem freischwebenden, mit der Umgebung nicht mischbaren Tropfen, da solange Verschiebungen der Oberflächenspannungsdrucke stattfinden müssen, bis alle Teilchen diese in gleicher Größe aufweisen, was erst bei gleichförmiger Krümmung (Kugel) eintreten wird.

Allein ebenso wie es Eigenwärme, z. B. bei den warmblütigen Tieren gibt, welche die inneren Körperteile fortwährend mit Wärme versorgt, also eine künstliche „Wärmespannung“ gegenüber der Oberfläche oder Außenwelt aufrecht erhält, wie eine Elektrizitätsquelle elektrische Spannungen erzeugt, so gibt es auch bei der Formgestaltung Kräfte, die fortwährend Energiespannungen erzeugen und daher der ausgleichenden Wirkung des Oberflächenspannungsdruckes entgegenwirken. Es sind solche z. B. die Kristallisationskräfte und die formativen Differenzierungskräfte bei Organismen.

Es stellt sich danach die Form als die Resultierende aus dem die Abrundung anstrebenden Oberflächenspannungsdruckes und den spezifischen „Wachstums“-Kräften dar. Da die spezifischen Wachstumskräfte nach verschiedenen Richtungen verschiedene Größenwerte besitzen, so erzeugen dieselben mit dem widerstrebenden Oberflächenspannungsdruck verschiedene Formen. In einer bestimmten Form werden alle Richtungen mit den Oberflächenspannungsdrucken sich gerade aufheben und daher eine scheinbare Ruhe eintreten.

Wenn eine Form durch die nach drei bevorzugten Richtungen verschiedene Wachstumskräfte $a > b > c$ in einer Zeiteinheit die Strecken $v_a > v_b > v_c$ nach diesen drei verschiedenen Richtungen erreicht hat, so sind diese Wachstumsgeschwindigkeiten als die Resultierende aus den Kräften a, b und c und den entgegenwirkenden Oberflächenspannungsdrucken α, β und γ anzusehen. Der Oberflächenspannungsdruck wächst mit der Zunahme der Krümmung der Oberfläche, weil gewissermaßen die „Dichte“ der Druckpunkte zunimmt; er ist also bei kleinen Tropfen größer als bei großen und bei den stärker gekrümmten Ecken größer als bei den zwischenliegenden Flächen. Bei den Formen rufen daher die bevorzugteren Wachstumsrichtungen auch die größeren Oberflächenspannungsdrucke hervor, so daß entsprechend $a > b > c$ auch $\alpha > \beta > \gamma$ wird, was das konstante Formgleichgewicht für alle Richtungen der Form ermöglicht:

$$a - \alpha = 0$$
$$b - \beta = 0$$
$$c - \gamma = 0\,.$$

Nehmen wir jedoch an diesem dynamischen Gleichgewichte eine Störung vor, indem wir z. B. durch Abschnitt eines Stückes der gebildeten Wachstumsstrecke $v_a . t$ dieselbe auf $l < v_a . t$ verkleinern, so muß der neue Oberflächenspannungsdruck entsprechend der Entfernung der Stellen seiner stärksten Entfaltung sinken, also $\alpha_1 < \alpha$, somit $a - \alpha_1 > a - \alpha$, d. h. die neue Wachstumsgeschwindigkeit des wiederwachsenden Teiles v_r muß größer sein als die alte Wachstumsgeschwindigkeit v_a desselben Teiles.

Tatsächlich läßt sich die Regeneration überall als eine Beschleunigung des normalen Wachstums nachweisen und diese Beschleunigung kann durch das Verhältnis von Regenerations- (v_r) zu normaler Wachstumsgeschwindigkeit (v_w) ausgedrückt werden. Dieser Quotient $\frac{v_r}{v_w}$ wird bei zunehmender Größe des Regenerates abnehmen müssen und $\frac{v_r}{v_w} = 1$ werden, wenn das normale Verhältnis der Formbildungskräfte zum Oberflächenspannungsdruck $a - \alpha = v_a$ wieder erreicht ist.

Als Beispiel möge der Verlauf der Regenerationskurve bei der Schere einer Krabbe dienen (Fig. 3). Abszisse: Zeit, Ordinaten: Beschleunigung $\frac{v_r}{v_w}$. Die Kurve sinkt immer langsamer, um bei Erreichung des Wertes 1 horizontal zu verlaufen. Wir haben bisher bloß den einen wachsenden Teil in Betracht gezogen. Da derselbe mit anderen in Verbindung steht und nur eine begrenzte Stoff- und Energiemenge innerhalb des Systemes vorhanden sein wird, wenn nicht bedeutende Zufuhr von außen stattfindet, so kann die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit eines Teiles z. B. bei hungernden Tieren bloß auf Kosten einer Verkürzung des Wachstums anderer Teile stattfinden, es wird also der regenerativen Beschleunigung eine korrelative Verzögerung des Wachstums entsprechen, welche die Wachstumsgeschwindigkeit in der Richtung k etwa auf $v_{b'} < v_b$, $v_{c'} < v_c$ herabsetzt. Hiebei braucht die Gleichung

$$b - \beta = 0$$
$$c - \gamma = 0$$

nicht gestört zu werden, da ja b und β um dieselbe Zahl (n) abnehmen können und $(b - n) - (\beta - n) = b - \cancel{n} - \beta + \cancel{n} = 0$ bleiben würde.

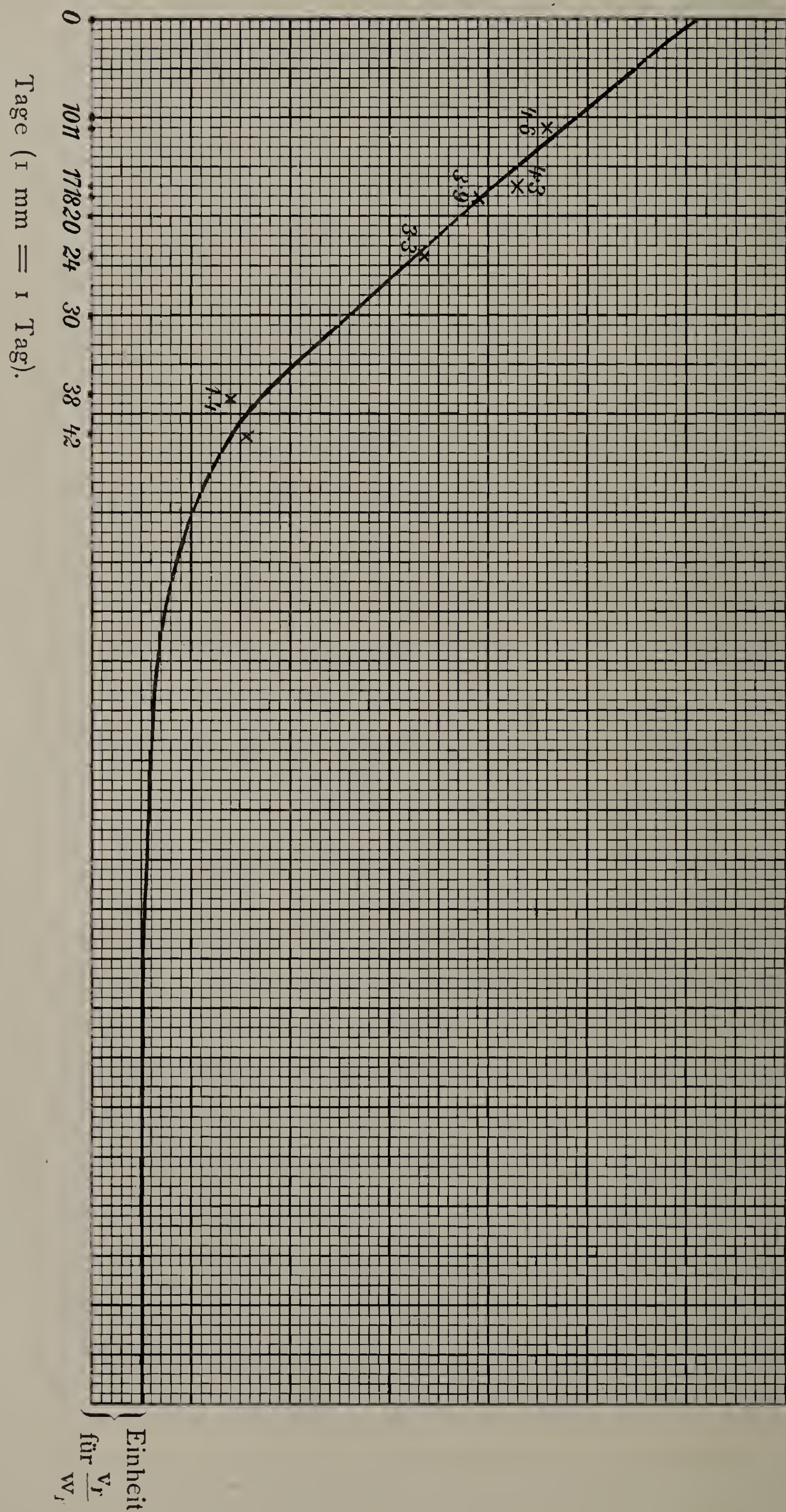


Fig. 3.

Kurve der Geschwindigkeitsabnahme fortschreitender Regeneration.

Bei hungernden Tieren sehen wir die Regeneration mit einer Wachstumsabnahme anderer Teile einhergehen, bei kleinen Stücken namentlich werden nicht von der Operation betroffene Teile nicht nur nicht größer, sondern die Wachstumsgeschwindigkeit wird negativ, indem die b- und c-Achse eine Verkürzung erfahren, gewissermaßen Stoff- und Energieströme der a-Achse zufließen. Häufig ist die Umformung kleiner Stücke zuvorderst mit einer Einschmelzung des ganzen verbunden, was auf Grund der Störung des Verhältnisses von $b - \beta$ und $c - \gamma$ plausibel wird. Die Formbildungsvorgänge des lebenden Körpers komplizieren sich durch den fortwährenden Ersatz (physiologische Regeneration) abgenützter Teile, wodurch die Wachstumsgeschwindigkeit herabgesetzt wird.

Das Verhältnis zwischen Wachstum, physiologischer und akzidenteller Regeneration tritt am deutlichsten bei den Tieren mit Häutung zutage:

Nehmen wir an, daß eine gegebene Masse M aus dem Reservematerial m zu ergänzen ist, so wird eine Häutung stattfinden, wenn auf jedes zu M gehörige Teilchen eine bestimmte „Ersatzmasse" entfallen ist, also $\frac{m}{M}$ einen gewissen Wert (eine Konstante k) erreicht hat. Hiezu wird eine gewisse Zeit T benötigt, bis $\frac{m}{M} T = k$ wird und für die Zeiteinheit ist dies Ersatzgeschwindigkeit $\frac{m\,T}{M\,.\,T} = \frac{k}{T} = v_\varepsilon$. Wird die Masse M durch Amputation auf $\mu < M$ verkleinert, wobei die Amputation die ersatzliefernden Reservemassen: Fettkörper, Verdauungsorgane usf. nicht tangieren soll, so daß die Ersatzmasse m fast gleich bleibt, so wird nunmehr $\frac{m\,T}{\mu} > k$ sein, mithin $\frac{m\,T}{\mu\,.\,T} > v_\varepsilon$, d. h, die neue Ersatzgeschwindigkeit wird erhöht sein und die Konstante k früher erreicht sein (in $\tau < T$-Zeit), also auch die Häutung früher eintreten: $\frac{m\,\tau}{\mu\,.\,\tau} = \frac{k}{\tau} = v'_\varepsilon > v_\varepsilon$. Es steht

dies in Übereinstimmung mit den merkwürdigen Befunden von Zeleny, daß die Häutungsgeschwindigkeit bei Krustazeen mit zunehmender Verletzungsgröße, Amputation einer oder zwei Scheren und noch zwei Beinpaaren, zunimmt, was ich nach eigenen Versuchen bestätigen kann.

Während der Wachstumsperiode der Organismen ist die Ersatzgeschwindigkeit in der Norm größer, als die Verlustgeschwindigkeit ($v\delta$) also $v_\varepsilon > v\delta$. Die Differenz aus beiden ergibt die Wachstumsgeschwindigkeit $v_W = v_\varepsilon - v\delta$. Bei der Regeneration der verlorenen Masse bis zur ersten Häutung ist die Verlustgeschwindigkeit $v\delta$ als sehr gering anzusehen und in erster Annäherung zu vernachlässigen, so daß die Wachstumsgeschwindigkeit $v_W = v_\varepsilon - 0$ der Ersatzgeschwindigkeit gleichgesetzt werden müßte, wenn nicht die Regeneration eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit mit sich bringt. Gehen wir auf diesen, bei den Krebsen zutreffenden Fall ein, so haben wir die Ersatzgeschwindigkeit v'_ε ($= v_W$) noch mit einem Faktor r zu multiplizieren, die spezifische Regenerationskonstante der Tierart, um die Regenerationsgeschwindigkeit (v_r) zu erhalten: $v'_\varepsilon \,.\, r = v_r$.

Während der Zeit bis zur ersten Häutung wird also das Regenerat die Größe $v'_\varepsilon \,.\, r \,.\, \tau$ erreichen; da nun die erste Häutung eintritt, wenn $v'_\varepsilon = \frac{k}{\tau}$ wird, so wird das Regenerat zur Zeit der ersten Häutung die Größe $\frac{k}{\tau} \,.\, r \,.\, \tau$ erreicht haben; da sich die Zeit eliminiert, k und r Konstanten sind, so heißt dies: das Regenerat erreicht zur Zeit der ersten Häutung (bei gleich großen Individuen etc.) dieselbe Größe, unabhängig von der zur Regeneration verwendbar gewesenen Zeit. Dies Ergebnis ist durch die Versuche von Zeleny vollständig vorweggenommen worden.“

„Es läßt sich aus der gegebenen Ableitung voraussagen, daß es Fälle geben wird, in denen der Verlust verhältnismäßig so viel neues Material beanspruchen wird, daß trotz Verkleinerung der Anfangsmasse doch keine Erhöhung der Ersatzgeschwindigkeit zustande kommen kann.“

Die Formel für die Ersatzgeschwindigkeit nach Verkleinerung einer Masse M auf μ

$$\frac{m\,T}{\mu} > k$$

gilt nur unter der Voraussetzung, daß der im Verlaufe der Zeit bis zur nächsten Häutung zugewachsene Teil des Regenerates gegenüber μ vernachlässigt werden kann.

Allgemeiner muß zur Masse μ auch noch eine Masse ν hinzugefügt werden, die den durch Regeneration gewonnenen Zuwachs darstellt. Nur wenn derselbe verhältnismäßig gering ist (hochstehende und alte Tiere) kann $\mu - \delta\nu \doteq \mu$ gesetzt werden.

Ist ν bedeutend (niedrigere und junge Tiere), so kann $\frac{m\,T}{\mu + \nu}$ $\overline{\overline{<}}$ k werden und daher $\frac{m\,T}{(\mu + \nu)\,T}$ $\overline{\overline{<}}$ v_ε, d. h. die neue Ersatzgeschwindigkeit wird gleich oder sogar geringer sein als im nichtverstümmelten Falle, es wird die Konstante k gleichzeitig oder erst später als normal erreicht werden (in $T_\nu \overline{\overline{<}} T$-Zeit) und die Häutung gleichzeitig oder später als normal eintreten:

$$\frac{m\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} = \frac{k}{T_\nu} = v'_\varepsilon.$$

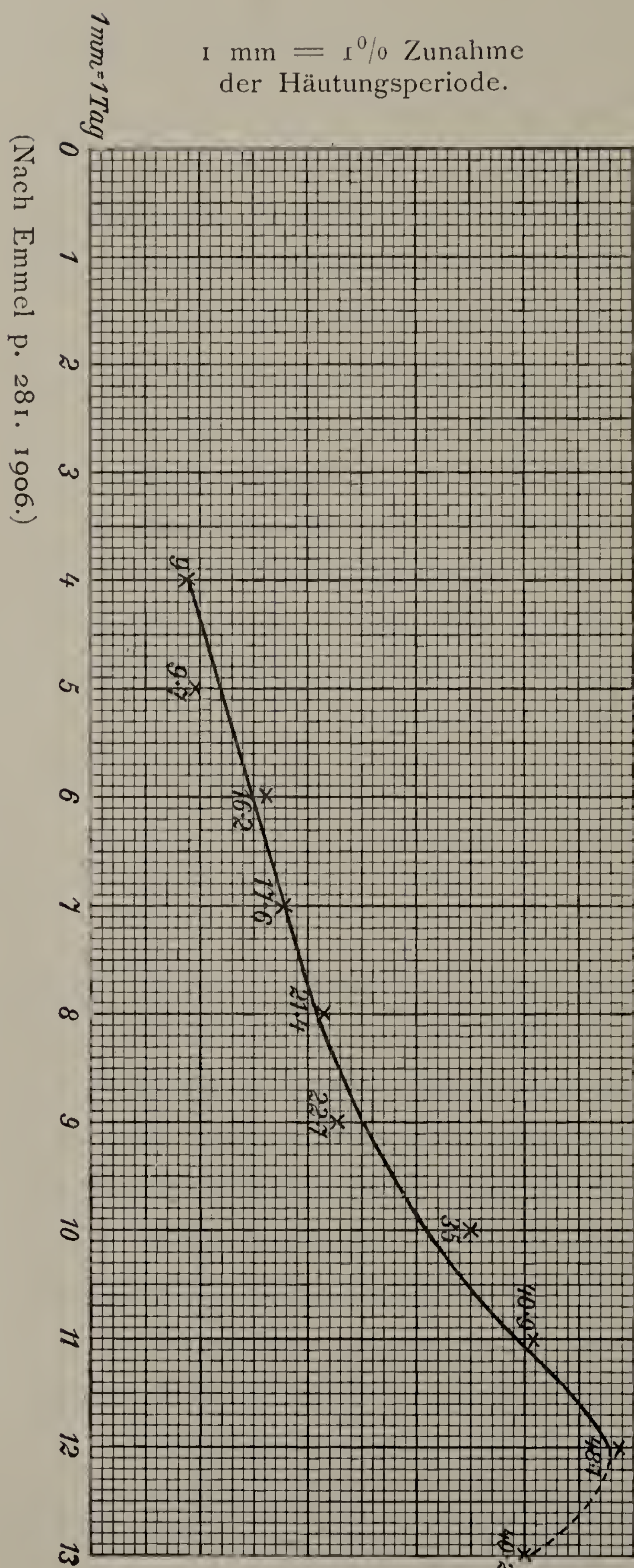
Ein solcher Fall ist von Emmel für den jungen Hummer beschrieben.

Ist seit einer Häutung eine bestimmte Zeit (z) vor Eintritt des Verlustes verflossen, so ist auf das später verlorene Glied Ersatzmasse verschwendet (Verschwendung = y) worden und zwar um so mehr, je später die Gliedmasse entfernt wurde. Es ist daher zur späteren Verteilung um so weniger Ersatzmasse (m') vorhanden, je später die Amputation erfolgte, je später also Z wird: m' = m — zy.

Setzen wir also in die Formel für die Ersatzgeschwindigkeit $\frac{m\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} = v'_\varepsilon$ an Stelle von m . . . m' ein: $\frac{(m - zy)\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} = v'_\varepsilon$, so wird mit zunehmender Zeit Z > z auch

$$\frac{(m - Zy)\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} < \frac{(m - zy)\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu}$$ und daher

$\frac{(m - Zy)\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} < v'_\varepsilon$, und nach analoger Bezeichnung $\frac{(m - Zy)\,T_\nu}{(\mu + \nu)\,T_\nu} = v''_\varepsilon$ gesetzt: $v''_\varepsilon < v'_\varepsilon$, d. h. die Ersatzgeschwindigkeit wird um so geringer, also die Zeit bis zur nächsten Häutung umso länger, je längere Zeit seit einer Häutung zur Zeit des Verlustes verflossen war, was wieder mit Emmels Versuchen völlig übereinstimmt. Tragen wir die Tage, welche von einer Häutung bis zum Tage der Amputation verflossen waren, auf der Abszisse, die perzentuelle Zunahme der Zeit zwischen der einen Häutung und der nächsten im Vergleich zur normalen auf den Ordinaten auf, so erhalten wir eine ansteigende Kurve prozentmäßiger Verlängerung der Häutungsintervalle ("length of molting periods"). (Fig. 4.)



(Nach Emmel p. 281. 1906.)

Fig. 4.

Kurve der Abhängigkeit der Häutungsgeschwindigkeit von der Zeit, zu welcher Scherenamputationen bei jungen Hummern nach einem bestimmten Häutungstage ausgeführt worden waren.

Da wir die Verlängerung des Inter-

valls auf die Benötigung einer Masse zu Zwecken des Regenerates zurückgeführt haben, so dürfte bei ein- und demselben Versuchsmateriale keine Verzögerung eintreten, wenn keine Regeneration aus irgend einem Grunde eingetreten war.

Und auch dies bestätigen Emmels Versuche: denn einige aus unbekannten Gründen nicht regenerierende Hummer zeigten eher eine Beschleunigung, verhielten sich also wie die älteren und höheren Versuchstiere Zelenys, wo $\mu - \nu\delta \doteq \mu$ gesetzt werden konnte, da bei diesen nicht regenerierenden Hummer $\mu - 0 = \mu$ sein mußte.

In neuester Zeit hat Margarete Zuelzer bei ein- und derselben Tierart, nämlich Asellus aquaticus, der Wasserassel, je nach der Abänderung der Versuchsbedingungen alle Fälle der Beschleunigung oder Verzögerung der Häutungsgeschwindigkeit nachgewiesen.

VI.

"Chance."

Wir haben bisher eindeutig bestimmte Probleme behandelt.

Es gibt aber in der Formenwelt eine Reihe von Erscheinungen, die von einer anscheinend gleichen Basis ausgehend, zu zwei verschiedenen Formen führen können.

Solche sind z. B. die Ausbildung asymmetrischer Organe und die Geschlechtsbestimmung. Als Beispiel asymmetrischer Ausbildung, welche in zwei einander entgegengesetzte Formen führen kann, will ich den Fall der ungleichen Scheren bei Krustazeen behandeln. Diese Ungleichscherigkeit oder Heterochelie tritt bei manchen Krebsarten ganz typisch in der Weise auf, daß in der Hälfte der Exemplare auf der rechten, in der anderen Hälfte auf der linken Seite des Körpers eine besondere Differenzierung der Schere stattfindet. Diese grössere Schere kann also Knoten- oder Knack-, kurz K-schere bezeichnet werden, während die kleinere der Gegenseite Zähnchen- oder Zwick-, kurz Z-schere genannt werden kann.

Es ist nicht bekannt, was ursprünglich das bestimmende Moment für die Stellung der großen Schere war; bei den jetztlebenden Tieren scheint die Vererbung in dem Sinne eine gewisse Rolle zu spielen, als Nachkommen e i n e s Weibchens großenteils die Scherenasymmetrie desselben aufweisen.

Jedoch ist die Asymmetrie keineswegs unabänderlich fixiert, wie ich zuerst bei Versuchen an Alpheus-Arten fand.

Wird bei Alpheus die K-schere durch Autotomie an der vorbestehenden Bruchstelle entfernt, so bildet sich die Z-schere nunmehr zur K-schere um, während an Stelle die autotomierte Schere eine Z-schere regeneriert.

Es hat also eine völlige Umkehr der Asymmetrie stattgefunden.

Anders verhielt sich der Hummer, welcher in meinen (und Morgans) Versuchen die K-schere direkt regenerierte.

Einen dritten Fall ergaben die Krabben: hier kommt es nach der ersten auf die Autotomie folgenden Häutung zwar zu einer Regeneration einer Z-schere an Stelle der K-schere, aber die Umwandlung der alten Z-schere tritt erst im Laufe weiterer Häutungen auf.

Fassen wir die Prozesse nach der Amputation als Wachstumsprozesse in Ausgleichung eines gestörten Gleichgewichtszustandes auf, die Regeneration als eine Beschleunigung des normalen Wachstums, so wird es bei den verschiedenen Arten lediglich darauf ankommen, daß der asymmetrisch zu erreichende höhere Differenzierungszustand auf einer Seite früher erreicht wird, als auf der andern, damit mit dem Eintreten des Gleichgewichtes die Ursache für weitere Veränderungen des Wachstums wegfalle.

Da die Differenzierung der Scheren mit dem Altersstadium zunimmt, dieses aber durch das Produkt aus Entwickelungsgeschwindigkeit (v) und Zeit (t) gegeben ist, so können wir unter der Voraussetzung der einfachsten Beziehung zwischen Zunahme der Differenzierung und Altersstadium, nämlich der Proportionalität, die Differenzierung $d = vt \,.\, k$ schreiben, wobei k eine spezifische (Art-) Konstante bedeutet (die wir für die weitere Ausführung nicht benötigen werden).

Amputieren wir in einem bestimmten Alter (t) die rechte (r) Knotenschere und lassen dieselbe eine Zeit (t_r) regenerieren (etwa bis zur nächsten Häutung), so erhalten wir

für die regenerierende Schere $d_r = v_r \,.\, t_r \,.\, k$

„ „ nicht amputierte (l) Schere $d_l = v_l \,.\, t_l \,.\, k$,

wobei die Entwickelungsgeschwindigkeit des Regenerates (v_r) größer ist als die der nicht operierten Schere (v_l), also $v_r > v_l$, hingegen die

Regenerationsdauer (t_r) kleiner als das Alter der nicht operierten Schere (t_l), $t_r < t_l$; mithin bestehen folgende Beziehungen:

$$\begin{array}{ccccc} d_r = & v_r & . & t_r & . \; k \\ & \vee & & \wedge & \parallel \\ d_l = & v_l & . & t_l & . \; k \end{array}$$

Für das Verhältnis der Differenzierung beider Scheren

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{v_l} \cdot \frac{t_r}{t_l} \cdot \frac{k}{k}$$

kommt k in Wegfall und es ergeben sich 3 Fälle:

I. $\frac{v_r}{v_l} < \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r t_r < v_l t_l$, somit $d_r < d_l$, d. h. Differenzierungszustand der regenerierten Schere geringer als der der nicht amputierten.

Hiermit stimmt die Berechnung für Alpheus

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{61}{100} \text{ bis } \frac{68}{100}.$$

II. $\frac{v_r}{v_l} > \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r t_r > v_l t_l$, somit $d_r > d_l$, d. h. der Differenzierungszustand der regenerierten Schere ist der höhere.

Die „Direkte Regeneration" des Hummers ergibt:

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{185 (370)}{100}.$$

III. $\frac{v_r}{v_l} = \frac{t_l}{t_r}$, dann ist $v_r t_r = v_l t_l$, somit $d_r = d_l$, d. h. der Differenzierungsungszustand beider Scheren ist nach Ablauf der Versuchszeit der gleiche.

Die Krabben ergaben

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{80 \text{ bis } 90}{100},$$

also annähernd $d_r = d_l$, jedoch nicht ganz! dementsprechend macht sich denn auch der Vorsprung der nicht operierten Seite (d_l) bei weiteren Häutungen geltend und es tritt dann, wie bei Alpheus gleich, „Kompensatorische Hypertypie" ein.

Daß es sich tatsächlich um relative Geschwindigkeiten und nicht um spezifisch-konstante Verhältnisse handelt, erweisen Versuche, worin die Entwickelungsgeschwindigkeiten abgeändert werden.

a) Wilson durchschnitt bei Alpheus nach Autotomie der K-schere den Nerv der Z-schere und erhielt dann zwei Scheren mittlerer Differenzierung. Wenn die Durchschneidung, wie wir ja aus anderen Erfahrungen her wissen, eine Herabsetzung der Entwicklungsgeschwindigkeit $\left(\frac{1}{y}\right.$ ihres Wertes$\left.\right)$ bedingt, so kann unsere Formel

$$\frac{v_r}{v_l} < \frac{t_l}{t_r} \text{ in } \frac{v_r}{v_l\, y} = \frac{t_l}{t_r} \text{ übergehen.}$$

b) Werden beide Scheren einfach autotomiert, so erhalten wir ganz dasselbe Verhältnis wie ohne Regeneration mit dem Unterschiede, daß die Regenerations-Zeit t_r kleiner ist als das Alter t, da aber im Verhältnis

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r \cdot t_n \cdot k}{v_l \cdot t_n \cdot k},$$

nunmehr t_n wegfällt, so ist am Verhältnis $\frac{d_r}{d_l}$ nichts geändert und es erfolgt in der Tat direkte Regeneration.

c) Setzen wir nun die Entwickelungsgeschwindigkeit durch Durchtrennung beider Nerven nach beiderseitiger Autotomie herab, also v_r auf $\frac{v_r}{y}$, und v_l auf $\frac{v_l}{y}$, so ändern wir ebenfalls nichts am Verhältnis

$$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{y} \cdot t_n \cdot k : \frac{v_l}{y} \cdot t_n \cdot k = \frac{v_r}{v_l};$$

demnach soll auch direkte Regeneration eintreten, und dies geht aus Wilsons Versuchsresultaten hervor.

d) Wird nicht die K-schere, wohl aber die linke Z-schere amputiert, so tritt nicht etwa eine Vertauschung der Scheren, sondern eine direkte Regeneration von Z ein, entsprechend der Formel

$$\frac{d_r = v_r \cdot t_r}{d_l = v_l \cdot t_l} \bigvee,$$

wo v_r annähernd $= v_l$ ist, indem die größere Entwickelungsgeschwindigkeit der K-schere durch die größere Geschwindigkeit der Z-schere bei Regeneration aufgehoben wird.

e) Wird die rechte K-schere total exstirpiert, also die Entwickelungsgeschwindigkeit weiter herabgesetzt, und die Z-schere amputiert, so haben wir

$$d_r = \frac{v_r}{z} . t_n$$

$d_l = v_l . t_n$, also das Verhältnis

$\frac{d_r}{d_l} = \frac{v_r}{z} . t_n : v_l . t_n$, und $\frac{v_r}{z} < v_l$, mithin $d_r < d_l$ und die alte Z-schere wird von der K-schere nicht mehr eingeholt werden. Beobachtet ist bisher nur das Vorstadium, in dem die Z-schere wieder als solche regeneriert, die K-schere den Zustand wie kurz nach einer Autotomie erreicht hat, was also den Ausgang für eine gewöhnliche Umkehr ergibt.

Nicht bei allen asymmetrischen Krebsarten ist die Asymmetrie wahllos je auf eine halbe Anzahl der Exemplare verteilt. So gibt es eine große Krabbengruppe, welche nur eine geringe Anzahl Linkshänder besitzt; ja wahrscheinlich sind diese bloß durch kompensatorische Hypertypie umgewandelte Rechtshänder.

Bei anderen Gruppen, so den Einsiedlern finden sich unter einer Art entweder bloß Links- oder bloß Rechtshänder.

Ferner gibt es Arten mit sekundären Geschlechtscharakteren, wo bloß das ♂ Asymmetrie aufweist (z. B. die Krabbe Xantho rivulosus) oder es ist neben der in beiden Geschlechtern bestehenden Asymmetrie noch ein sekundärer Geschlechtscharakter in der Ausbildung der kleinen Schere vorhanden, die dann beim ♂ höher differenziert erscheint. (Alpheus heterochelis nach Wilson, auch bei anderen Alpheus-Arten.)

Im letzteren Falle muss also die Entwickelungsgeschwindigkeit, gleiche Größe der Geschlechtstiere in gleichem Alter (t) vorausgesetzt, beim ♂ an der Z-schere größer gewesen sein als beim ♀:

$$\begin{array}{l} d_{l♂} = v_{l♂} . t \\ \quad\quad\;\; \vee \quad \| \\ d_{l♀} = v_{l♀} \; t, \text{ und } d_{l♂} > d_{l♀}. \end{array}$$

Da die K-schere keinen Sexualdimorphismus aufweist, so haben wir hiefür $v_{r♂} = v_{r♀}$ zu setzen.

Autotomieren wir die rechts stehende K-schere, und setzen deren Regenerat in die Formel ein, so ergibt sich

$$d_r\male = v_r\male \cdot t_n \text{ und}$$
$$\quad\quad\;\; \| \quad \|$$
$$d_r\female = v_r\female \; t_n, \text{ mithin } d_r\male = d_r\female.$$

Bilden wir nun das Verhältnis aus $\frac{d_l}{d_r}$ für ♂ und ♀ so erhalten wir $\frac{d_l\male}{d_r\male} > \frac{d_l\female}{d_r\female}$, d. h. daß der Differenzierungsunterschied zwischen der neuen, linken K-schere und der regenerierten rechten Z-schere beim ♂ weiter vorgeschritten sein wird, als beim ♀, was wieder Wilson bei seinen Versuchen beobachtet hat.

Wenn bei einer Art die Männchen durchgehend Asymmetrie eines Organes aufweisen, die Weibchen durchgehend Symmetrie und beide in gleichen Zahlen vorhanden sind, so haben wir einen weiteren Fall sogenannter „Zufalls"- oder „Chance"-Determination, indem das Geschlecht selbst ja meist einer nicht bestimmbaren Ursache seine Entstehung verdankt.

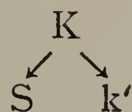
Das Geschlecht weist übrigens im Allgemeinen, was die sekundären Charaktere anbelangt, eine ähnliche Verschiebbarkeit auf, wie die Scherenasymmetrie.

Nur handelt es sich hier nicht um die Vertauschung verschiedener Körperseiten, sondern wahrscheinlich den entgegengesetzt gerichteten Ablauf von Stoffwechselreaktionen.

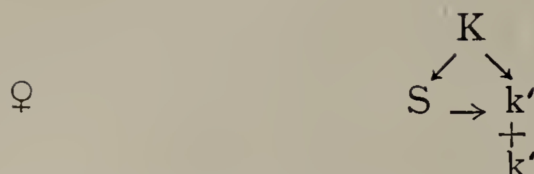
Anmerkung: Über eine **hypothetische** Darstellung der Geschlechter.

Bezeichnen wir das Keimplasma der (befruchteten) Eizelle mit K, so wird dasselbe sich im Laufe der Individualentwickelung immer mehr in somatisches Plasma (S) umsetzen, während bloß ein Teil wieder zum Keimplasma der Geschlechtszellen (K') wird.

Wir erhalten also das Schema:

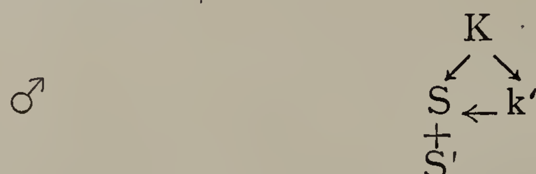


Nun wissen wir ferner, daß die Geschlechtsreife erst spät aufzutreten pflegt und zur Zeit derselben andere Körperteile beim Weibchen zugunsten derselben abgezehrt werden, also von S noch Stoff gegen k' abgegeben wird: wir erhalten also für



eine gewaltige Zunahme der Keimsubstanz.

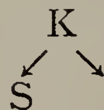
Umgekehrt wissen wir, daß beim ♂ mit der Ausbildung der Geschlechtsreife erst die volle Entwickelung der Artcharaktere, welche von Weibchen meist gar nicht erreicht wird, eintritt und daher von den Keimdrüsen Substanzen an das Soma abgegeben werden dürften (innere Sekretion), wir erhalten also für das



wobei der Stoff S' von S verschieden sein kann (ein Reizstoff oder „Hormon" nach Starling).

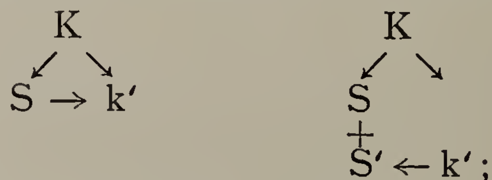
Ob ein Tier ♂ oder ♀ wird, würde davon abhängen, ob der Stoffwechselstrom von S gegen k' oder umgekehrt verläuft.

Wird durch Exstirpation der Keimdrüsen beim ♂ im jugendlichen Alter der Zufluß von k' zu S verhindert, so entsteht ein dem weiblichen Charakter näher stehender Kastrat;



Nach Ausbildung von S + S' kastrierte ♂♂ verändern sich nicht mehr.

Wird das ♀ kastriert, so erfolgt an Stelle des Verbrauches von K aus dem Soma zu Genitalzellen, die Wiederverwendung zum Soma und es ergibt sich die Ausbildung männlicher Charaktere an weiblichen Kastraten



auch alte Weibchen, deren Keimdrüsen nicht mehr weiter wachsen, erhalten männliche sekundäre Geschlechtscharaktere (möglicherweise ist überhaupt bei einem gewissen Alter S genügend angesammelt, um auch ohne Sterilität solche zu liefern?).

VII.

Kombinationen.

Die von einem Elternpaare abstammenden Kinder können untereinander nicht nur dem Geschlechte nach verschieden sein, sondern auch in solchen Charakteren voneinander abweichen, die gar nicht mit dem Geschlechte zusammenhängen.

So kann bei Menschen der eine Bruder braune, der andere schwarze Haare aufweisen. Die naheliegendste Erklärung für solche Erscheinungen bietet die Vererbung bei den zweigeschlechtlichen Organismen.

Da bei solchen zweierlei Keimprodukte vorhanden sind, deren Vermischung erst zur Entwickelung der neuen Generation dient, können Verschiedenheiten unter den Abkömmlingen auf verschiedene Mischungsverhältnisse der Keimprodukte zurückgeführt werden.

Wie bereits eingangs erwähnt, wird bei der Reifung der Keimprodukte die Anzahl der Chromosomen auf die Hälfte herabgesetzt und dann erst bei der Besamung des Eies wieder die volle Zahl hergestellt.

Haben wir es nun mit zwei deutlich von einander verschiedenen Eltern zu tun. also z. B. mit Angehörigen verschiedener Rassen, und bezeichnen wir die Chromosomenmasse des einen Elters mit DD die des zweiten mit RR, so ist in den reduzierten, reifen Keimzellen einerseits die Chromosomenmasse D, anderseits die Chromosomenmasse R vorhanden.

Paaren wir je einen Angehörigen der einen Rasse mit einem der anderen, so erhalten wir in der ersten Kreuzungsgeneration Nachkommen mit der Chromosomenmasse DR (oder RD, was in der Regel gleichwertig ist).

Falls beide Chromosomenmassen, D und R, die gleiche Stärke besitzen, sind Nachkommen zu erwarten, die in allen ihren Charakteren die Mitte zwischen den Eltern halten.

Erfahrungsgemäß kommt dieser Fall jedoch nicht allzuhäufig vor, wie es scheint namentlich bei Artkreuzungen (Bastardierungen der höheren Tiere).

Gewöhnlich tritt die Erscheinung auf, dass der eine Charakter weitaus oder völlig überwiegt, sogenannte Präpotenz oder „Dominanz" (D).

Es sind also dann alle Nachkommen 1. Kreuzungsgeneration DR und RD nicht von reinen DD-Organismen zu unterscheiden. Paart man jedoch nun diese gleichförmige Generation untereinander, so müssen in den reduzierten Keimzellen R und D wieder allein auftreten und wenn wahllos gepaart wird, werden der Wahrscheinlichkeit nach die vier Kombinationen DD, DR, RD und RR in gleicher Anzahl entstehen.

Da aber DD, DR und RD nicht zu unterscheiden sind, so erhalten wir dreimal die der Dominante entsprechende Form, wenn wir die nicht dominierende, sog. „rezessive" Form RR bloß einmal erhalten.

Da die rezessiven Formen bloß R in den reduzierten Keimzellen enthalten können, so werden sie untereinander gekreuzt stets nur RR ergeben können: d. h. rezessive müssen immer rein fortzüchten.

Nicht so verhält es sich mit den äußerlich Dominanten gleichenden Formen der 2. Nachkommengeneration: von diesen kann nur ein Drittel (DD) rein als Dominante fortziehen; die zwei Drittel RD und DR werden wieder die Kombinationen DD, DR RD und RR gestatten, das heißt auch bei Selbstbefruchtung wieder Nachkommen dominanter Form und rezessiver und zwar wieder im

Verhältnis 3 (DD, DR, RD): 1 (RR) ergeben. Weitere Generationen ergeben kein neues Resultat mehr, da von den gleichen Verhältniszahlen ausgehend. Wir haben angenommen, daß die zweite Generation durch Selbstbefruchtung sich fortzupflanzen vermag.

Dies ist bei Pflanzen möglich, die einhäusig sind, wo also mit dem Pollen ein und desselben Individuums die Befruchtung der eigenen Samen vorgenommen werden kann.

Bei den meisten Tieren ist aber eine Selbstbefruchtung nicht tunlich, und zwar bei den höheren schon deshalb nicht, weil in der Regel nicht beide Geschlechter in einem Individuum vereint sind.

Da man nun die Dominanten DD von den Formen DR und RD nicht unterscheiden kann, also auch nicht nach Wahl Eltern der DD-Form zur Verwendung gelangen können, so ergibt sich eine Abänderung in der Berechnung der erläuterten vom Botaniker Gregor Mendel gefundenen Vererbungsregeln.

Da nämlich DD, DR und RD wahllos untereinander gepaart werden, so ergeben sich für die 2. Nachkommengeneration die Kombinationen DD, DR, DD,
DD, DR, DD,
RD, RR, RD, wovon 8 von DD nicht zu unterscheiden, bloß 1 RR der rezessiven Form gleicht und natürlich rein fortzüchten muß.

Werden die dominant erscheinenden Nachkommen 2. Generation weiter gezogen, so haben wir für die 3. Nachkommengeneration die 8 oben namhaft gemachten Kombinationen wieder zu kombinieren. Da sich von DD 4 und von DR und RD je 2 Wiederholungen darunter befinden, so können wir ebensogut 2 DD : 1 DR : 1 RD in Betracht ziehen und erhalten die Kombination von

DD, DD, DR, RD:
DD, DD, DR, DD,
DD, DD, DR, DD,
DD, DD, DR, DD,
RD, RD, RR, RD, also 15 D : 1 R.

		D	:	R	
Wir haban also: Eltern	(P)	1	:	1	
1. (Kreuzungs-) Kindergeneration	(F_1) . . .	∞	:	0	
2. ,,	(F_2) . . .	3	:	1	
3. ,,	(F_3) . . .	8	:	1	∞
4. ,,	(F_4) . . .	15	:	1	∞ ∞
und für eine beliebige n^{te} Kreuzungsgeneration (wenn $n > 1$),	(F_n) . . .	$(n^2 - 1)$	:	1	
					$\infty\infty\infty\infty$

da für F_2 das Verhältnis $3 : 1 = [(2^2 = 4) - 1] : 1$
,, ,, F_3 ,, ,, $8 : 1 = [(3^2 = 9) - 1] : 1$
,, ,, F_4 ,, ,, $15 : 1 = [(4^2 = 16) - 1] : 1$
usw.

Wir haben bisher bloß den Fall in Betracht gezogen, daß alle Eigenschaften einer reduzierten Keimzelle als Ganzes vererbt werden. Nun sind aber diese Eigenschaften oft trennbar, so kann z. B. eine männliche weiße Tanzmaus mit einer weiblichen weißen Laufmaus gekreuzt werden. Bezeichnen wir die graue Farbe mit A, das Laufen mit B; die weiße Farbe mit a, das Tanzen mit b, so sind in den unreduzierten Keimzellen der 1. Mischlinsgeneration die Chromosomenpaarlinge $\frac{A - B}{a - b}$ vorhanden, da nach Suttons Untersuchungen homologe Chromosomen (bei verschiedenen Eltern sog. „Allelomorphe") sich einander gegenüber gruppieren.

Bei der Reduktion wird auf diese Art eine homologe Reihe A — B oder a — b ausgeschieden, und es ergeben sich für die 2. Nachkommengeneration die Kombinationen:

$$\begin{matrix} A - B & A - B & a - b & a - b \\ A - B & a - b & A - B & a - b; \end{matrix}$$

sind A und B dominante Eigenschaften, so haben wir für die Körpereigenschaften:

$$\underbrace{D_1 - D_2 \quad D_1 - D_2 \quad D_1 - D_2}_{3\ (D_1 - D_2)} \quad \begin{matrix} R_1 - R_2, \\ : 1\ (R_1 - R_2) \end{matrix}$$ d. h. wie bei einem Charakter.

Wenn jedoch A dominant, hingegen B rezessiv ist, so erhalten wir:

$$\underbrace{D_1 - R_2}_{1\,(D_1 - R_2)} : \underbrace{D_1 - D_2 \quad D_1 - D_2}_{2\cdot(D_1 - D_2)} : \underbrace{R_1 - D_2}_{1\,(R_1 - D_2)} \text{ oder}$$

d. h. es sind nunmehr drei Kombinationen somatischer Eigenschaften erhältich, wobei die mit beiden dominanten Charakteren die doppelte Anzahl Individuen der beiden anderen Kategorien erhalten. Achten wir jedoch nur auf ein Eigenschaftspaar, so bleibt das Mendelsche Zahlenverhältnis aufrecht:

$$(1\ D_1 + 2\ D_1 = 3\ D_1) : 1\ R_1 \text{ und}$$
$$(2\ D_2 + 1\ D_2 = 3\ D_2) : 1\ R_2.$$

Sehr oft können die ursprünglich einander zugeordneten Chromosomenpaarlinge A — B und a — b bei der Kreuzung gespalten werden in dem Sinne, daß nunmehr auch A — b und a — B einander sich gesellen können; es ergeben sich für die 2. Generation dann die 16 Kombinationen:

1. A — B, A — B;	2. A — B, a — b;	3. A — B, A — b;	4. A — B, a — B;	5. a — b, A — B;	6. a — b, a — b;
7. a — b, A — b;	8. a — b, a — B;	9. A — b, A — B;	10. A — b, a — b;	11. A — B; A — b;	12. A — b, a — B;
	13. a — B, A — B;	14. a — B, a — b;	15. a — B, A — b;	16. a — B, a — B.	

Bezeichnen A und B die dominanten Eigenschaften, so ergeben sich die Fälle:

$$1 - 5,\ 9,\ 12,\ 13,\ 15 = 9\ D_1 - D_2$$
$$7,\ 10,\ 11 = 3\ D_1 - R_2$$
$$8,\ 14,\ 16 = 3\ R_1 - D_2$$
$$6 = 1\ R_1 - R_2$$

Hierfür gibt es zahlreiche botanische Beispiele und zoologische namentlich an Hühnern gewonnene: so erhielt Bateson (1901, 104) aus weißen (D_1) „Leghorn“ mit einfachem Kamm (R_1), und dunklen (R_2) „Indian Game“ mit Erbsenkamm (D_2) in 2. Generation die Kombinationen:

Licht (D_1) mit Erbsenkamm	(D_2) . .	111 Hühner	9	$D_1 — D_2$
„ (D_1) „ einfachem Kamm	(R_2) . .	37 „	3	$D_1 — R_2$
Dunkel (R_1) „ Erbsenkamm	(D_2) . .	34 „	2,8	$R_1 — D_2$
„ (R_1) „ einfachem Kamm	(R_2) . .	8 „	0,6	$R_1 — R_2$

Weitere Ableitungen erfordern solche Fälle, wo ein Merkmal nur bei dem Zusammentreffen zweier (oder mehr?) Kompenenten sichtbar wird, wie dies durch Cuénot für Mäuse nachgewiesen wurde. Den relativ einfachsten Fall dieser Art bieten die Ratten, Kreuzungen aus wilden grauen und weißen gezogenen, die aber einen gescheckten Vorfahr besessen haben. Bezeichnen wir das (dominante) Gefärbtsein als D das Nichtgefärbtsein als R, die (dominante Einfärbigkeit als E und die Scheckung als S, so sind die Eltern als DE und ES zu bezeichnen; die erste Nachkommengeneration (F_1) hat DE . ES im Keimplasma. Nach der Aufspaltung sind die Kombinationen

DE, DS, RF, RS

möglich und wir erhalten für die 2. Nachkommengeneration (F_2) entsprechend unseren 16 Kombinationen:

1) DEDE	5) DSDE	9) REDE	13) RSDE
2) DEDS	6) DSDS	10) REDS	14) RSDS
3) DERE	7) DSRE	11) RERE	15) RSRF
4) DFRS	8) DSRS	12) RERS	16) RSRS

Davon sind 9 (alle mit D und E grau-einfärbig) ($D_1 — D_2$)
„ „ 3 (6, 8, 14 grau-gescheckt) ($D_1 — R_2$)

die übrigen 4 (11, 12, 15, 16) einfärbig weiß, weil die Scheckung nur zum Vorscheine kommen kann, wenn sie mit einer Kompenente für Gefärbtsein zusammentrifft; es kann daher auch im Falle 16, wo keine Dominante die Scheckung unterdrücken würde, keine solche entstehen.

Es existieren also eine große Anzahl Kombinationen, die nicht im Soma unterschieden werden können, aber bei weiteren Kreuzungen durch Zusammentreffen mit anderen Keimstoffträgern sich als verschieden erweisen. Wie groß ist nun die Anzahl möglicher Rassen einer Art? Da jede Rasse ihre eigene Keimform (G) besitzt;

jede Keimform aber aus einer Kombination der selbständig variablen Eigenschaften („Keimplasmaportionen" Haacke, Anzahl v) besteht und jede dieser Eigenschaften in einer Reihe von Modifikationen bestehen kann (in m_1, m_2 . . . . . . m_v), und jede dieser sich mit jeder einer anderen Eigenschaft kombinieren kann, so ist die

$$\text{Rassenmenge } \Sigma R = \Sigma G = m_1 \cdot m_2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad m_v;$$

da sich bei Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung durch die Besamung jede Keimzellenform des einen Elters mit jeder Keimzellenform des anderen sich kombinieren kann, so erhält man (nach Haacke) für die Anzahl der überhaupt möglichen Individualformen (J) einer Organismenart die „Kombinationen mit Wiederholungen zweiter Klasse"

$$\Sigma J = \frac{m_1 (m_1 + 1)}{1 \cdot 2} \cdot \frac{m_2 (m_2 + 1)}{1 \cdot 2} \cdot \; . \; . \; . \; . \frac{m_v (m_v + 1)}{1 \cdot 2}$$

$$= \frac{m_1 (m_1 + 1) \cdot m_2 (m_2 + 1) \cdot \; . \; . \; . \; . \; m_v (m_v + 1)}{2^{m_v}}$$

Nehmen wir auf Dominanz, Aufspaltung und Kryptomerie keine Rücksicht, sondern machen die Annahme, daß im Kinde die beiden elterlichen homologen Eigenschaften sich gleich verhalten, und bezeichnen die Summe der Keimmassen der Eltern mit 1, so würde auf alle Kinder 1/2 der Keimmassen jedes Elters entfallen. Da jedoch bei der Reifeteilung Chromosomen ausgeschieden werden, so wird die Kombination nur dann eindeutig sein, wenn jede Eigenschaft bloß in einer Modifikation vorhanden ist. Sind jedoch mehrere Modifikationen vorhanden, z. B. 4 deshalb, weil jeder Großelter eine eigene gehabt hat, so wird nach der Ausscheidung in der Reifkeimzelle jeden Elters entweder noch Keimmasse jegliche Art Chromosomen enthaltend vorhanden sein oder bloß die des einen Großelters.

Bezeichnen wir die Keimform der Eltern als $G_1 G_1 G_2 G_2$ und $G_3 G_3 G_4 G_4$, so kann noch nach der Reifung

entweder:	$G_1 G_2$	und entweder:	$G_3 G_4$	
oder:	$G_2 G_1$	oder:	$G_4 G_3$	
„	$G_1 G_1$	„	$G_3 G_3$	
„	$G_2 G_2$	„	$G_4 G_4$	vorhanden sein.

Die Hälfte der Reifezellen (etwa $G_1 G_2 + G_2 G_1$) wird die vollen Eigenschaften der Eltern ergeben; $^1/_4$ Großväterliche (etwa $G_1 G_1$), $^1/_4$ Großmütterliche (etwa $G_2 G_2$).

Von der ganzen Erbmasse wird also bloß die Hälfte die somatischen Merkmale der Eltern unverändert zu reproduzieren streben, und auf jeden Elter entfällt bloß $^1/_4$ im Aussehen der Nachkommenschaft; auf die 4 Großeltern käme zusammen die Hälfte im Aussehen der Nachkommenschaft, soferne sie aus lauter gleichen Eigenschaftsträgern bestünde; da jedoch in Wirklichkeit wieder jeder Großelter von zwei verschiedenen (Urgroß)-Eltern abgeleitet ist, so ist nur die Hälfte der Hälfte, also $^1/_4$ der Erbmasse 1 auf die 4 Großeltern und bloß $^1/_4$ des $^1/_4$, also $^1/_{16}$ jedem einzelnen Großelter ähnliche Nachkommenschaft zu rechnen.

Es entfallen also auf:

die **2** (2^1) Eltern (Generation P_1) von der Erbmasse 1 . . $^1/_2 = \frac{1}{2^1}$,

einen Elter $^1/_4$ ($^1/_{2^2}$) ähnliche Nachkommen,

die **4** (2^2) Großeltern (P_2) von der Erbmasse 1 . . $^1/_4 = \frac{1}{2^2}$,

einen Großelter $^1/_{16}$ ($^1/_{4^2}$) ähnliche Nachkommen,

die **8** (2^3) Urgroßeltern (P^3) von der Erbmasse 1 . . $^1/_8 = \frac{1}{2^3}$,

einen Urgroßelter $^1/_{64}$ ($^1/_{8^2}$) ähnliche Nachkommen,

die 2^x Ahnen Gen. P_x von der Erbmasse 1 . . . . . $\frac{1}{2^x}$,

einen Ahnen P_x . . . . . $\frac{1}{1/(2^x)^2}$ ähnliche Nachkommen.

Die Bedeutung des Anteils an der Ähnlichkeit der Nachkommen ist eine verschiedene, je nach der Trennung der Eigenschaftsträger bei der Kreuzung.

1. Findet überhaupt bloß gleichförmige Verschmelzung statt, so zeigt der Anteil den Grad der Ähnlichkeit eines jeden Kindes mit den Aszendenten an;

2. Findet zwar keine Verschmelzung statt, aber werden von jedem Vorfahr die Eigenschaftsmodifikationen auf denselben Nach-

kommen vererbt, so zeigt der Anteil die Ausdehnung der von dem Aszendenten bestimmten Eigenschaften an jedem Kinde an;

3. Findet wieder völlige Trennung der Eigenschaftskomplexe statt, so zeigt der Anteil an, wieviele unter den Kindern jedem Aszendenten ähnlich sehen.

Galton berechnete z. B. bei Bassethunden, daß 180 einer bestimmten Farbe in einer bestimmten Generation geboren werden sollten; in der Tat wurden es 181.

VIII.

Variation und Selektion.

Wenn man nicht deutlich unterschiedene Individuen verschiedener Rassen, sondern einander ähnliche Individuen derselben Rasse vergleicht, so lassen sich immer noch kleinere Unterschiede herausfinden, an denen die Individuen erkannt werden können. Namentlich, wenn die Messung zu Hilfe genommen wird, läßt sich eine Identifizierung machen, auch dort wo rasch veränderliche Merkmale ein und dasselbe Individium haben verschieden erscheinen lassen; hierauf beruht ja die anthropometrische Methode zur Agnoszierung von Verbrechern.

Man bezeichnet im Gegensatze zu den durch scharfe Unterschiede ausgezeichneten Mutationen die Individuen mit geringeren Abweichungen als die Varationen einer Rasse.

Mit der Klassifikation, den gesetzmäßigen Zusammenhängen und der Bedeutung der Variationen für die Artbildung befassen sich die „Variations-Statistiker", die namentlich in der englischen Zeitschrift „Biometrika" publizieren. Hauptvertreter sind Galton und Pearson in England, Duncker, Heincke und Ludwig in Deutschland, Davenport in Amerika.

Die Klassifikation der Variationen ist am bequemsten, wenn direkt zählbare Merkmale vorliegen, so z. B. Zähne am Panzer von Krustazeen, oder Stachelstrahlen an der Rückenflosse von Fischen (Barschen).

Naturgemäß bilden dann alle Individuen mit gleicher Anzahl eine Klasse oder Gruppe, welche als eine „Variante“ (V) bezeichnet wird; die Anzahl Individuen einer Variante heißt „Frequenz“ (F); die Summe der Frequenzen aller Varianten muß natürlich die Anzahl (N) der untersuchten Individuen ausmachen:

$$\Sigma(F) = N.$$

Es ergibt sich der arithmetische Mittelwert (M), indem man die Summe sämtlicher Varianten aller Gruppen bildet, und durch die Anzahl der Individuen dividiert:

$$M = \frac{\Sigma(V)}{N};$$

die Summe der Varianten wird gebildet, indem man jede abweichende Variante ($V_1, V_2 \ldots V_n$) mit der ihr zugehörigen Frequenz ($F_1, F_2 \ldots F_n$) multipliziert und alle Produkte addiert.

Veranschaulichen wir uns die Variationen durch eine Kurve, so haben wir die Gruppen als Abschnitte der Abszissenachse aufzutragen und über jeder abweichenden Variante die zugehörige Frequenz aufzutragen. Im allgemeinen werden nur eine bestimmte Anzahl Gruppen vorkommen können, die eine bestimmte „Variationsbreite“ („range“) umfassen.

Jene Gruppe der Variationen, die die größte Frequenz aufweist, heißt die „Mode“; sie gibt sich in der Kurve als höchster Gipfel kund.

Eine Variationskurve braucht jedoch nicht eingipfelig zu sein, sondern kann mehrere, auch gleichhohe Gipfel enthalten.

Haben wir es nicht mit direkt zählbaren „meristischen“ Charakteren der Varianten zu tun, so müssen wir an Stelle der Einheit der natürlichen Zahlenreihe eine bestimmte Maßeinheit, also z. B. 1 mm, 1 mg usf. setzen und die Gruppen willkürlich abtrennen, indem wir etwa alle Bruchteile von mm vernachlässigen, also alle Maße von 0—1 mm zur ersten Gruppe usf. stellen. Wir haben dann eine willkürliche Zahl eingeführt, die als konstante Differenz zwischen einem Gruppenmaße und dem nächsten festgesetzt wurde, die Varianteneinheit (u).

Eine Variationskurve kann entweder symmetrisch oder asymmetrisch sein. Wenn eine eingipfelige Variationskurve symmetrisch ist, so fällt die „Mode“ auf den Mittelwert, und die Frequenzen nehmen nach rechts und links von derselben mit gleicher Anzahl Varianteneinheiten in gleicher Weise ab.

Solche Kurven werden zustande kommen können, wenn auf eine bestimmte Erscheinung eine Anzahl einander entgegengesetzte Kräfte einwirken, die nach dem Zufalle mit gleicher Wahrscheinlichkeit verteilt sind: bald wirken alle in einer, bald alle in der anderen Richtung, das ergibt die stärkst von der Mode abweichenden Fälle; viel häufiger werden mehrere in einer, einige in anderer Richtung wirksam sein, am häufigsten fast die Hälfte in einer, die andere in anderer Richtung wirken: was die größte Frequenz des Mittelwertes ausmacht.

Eine solche Kurve hat meist einen ebensolchen Verlauf wie die Gaußsche „Fehler“-kurve, die jene zufälligen Beobachtungsfehler behandelt, welche bei physikalischen Experimenten vorkommen.

Wirken auf eine Erscheinung entgegengesetzte Kräfte, von denen jedoch die Wahrscheinlichkeit des Eintretens verschieden ist, so werden asymmetrische Kurven entstehen, welche nach einer Seite steiler abfallen, nämlich jener, für die die Wahrscheinlichkeit des Einwirkens der betreffenden Kraft geringer ist.

Die vorkommenden für verschiedenartige Charaktere und Organismenarten gefundenen Kurven stimmen in der Regel ziemlich gut mit den Wahrscheinlichkeitskurven überein. Während symmetrische Variationsfluktuationen sich schon durch die gleichmäßige Einwirkung aller vorhandenen Faktoren einer konstanten Umgebung erklären, muß für asymmetrische Kurven ein besonderer Faktor für jenen Ast der Kurve, der weniger steil abfällt, gesucht werden.

Als Beispiel führe ich die von Duncker mitgeteilte Kurve für die Stacheln der Rückenflosse vom Kaulbarsch (Acerina cernua) an. Die Mode ist 14, die Kurve fällt links nach 12 als Nullpunkt, erreicht rechts aber nicht bei 16, sondern erst bei 17 den Nullpunkt.

Das Mittel ist dementsprechend etwas nach rechts verschoben. Obzwar nun Duncker hierauf keinen Wert legt und die Kurve als symsymmetrische Normalkurve betrachtet, so hat, nach den Bastardierungsversuchen von Kammerer zu schließen, die größere rechtsseitige Variationsbreite die Bedeutung, daß einige Bastarde zwischen Kaulbarsch und Flußbarsch (der eine durchschnittlich größere Stachelzahl hat als der Kaulbarsch) mit aufgenommen worden sind und die Kurve daher als eine „komplexe Kurve" aufzufassen ist: eine Komponente sollte völlig symmetrisch sein und die Variationsbreite des reinen Kaulbarsches umfassen, die zweite die nach rechts verschobene des Bastardes: es resultiert die ungleich abfallende Kurve mit dem schmalen Ausläufer 16—17, wo bloß die Bastarde mitspielen; es könnte daraus die vermutliche Anzahl solcher berechnet werden.

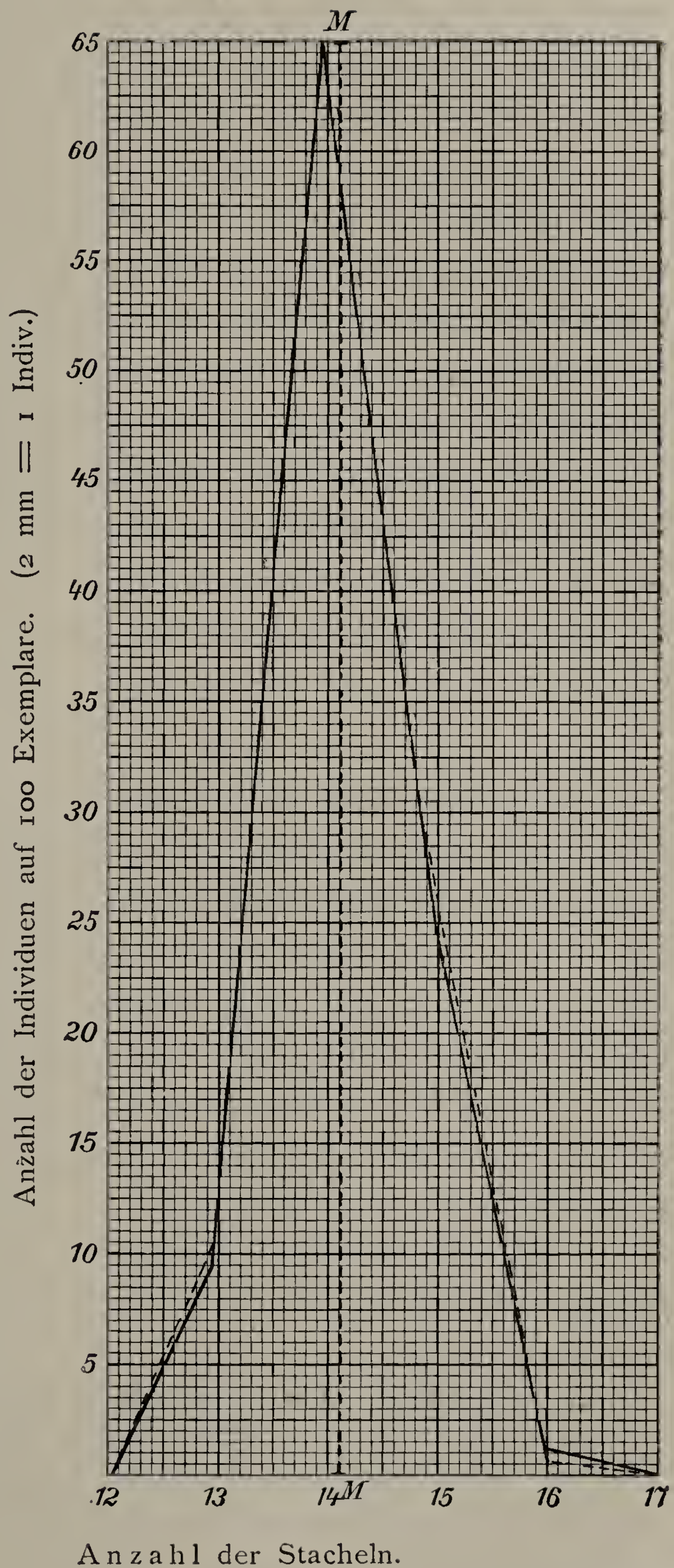


Fig. 5.
Prozentuarisches Variationspolygon der Stachelzahl der Rückenflosse bei 1900 Individuen von Acerina cernua L. Duncker (1891 u. 1899, 117).

Da an ein und demselben Individuum viele meßbare Merkmale sich finden, aber nicht alle die gleiche Variationsbreite aufzuweisen brau-

chen, so ergibt sich in jedem besonderen Falle noch die Frage, in welcher Beziehung die Variationen der einzelnen Merkmale zueinander stehen, die sog. Korrelation.

Stellt sich heraus, daß zwei Merkmale stets miteinander zu- oder abnehmen, so bezeichnet man die Korrelation als eine hohe direkte (= 1 gerechnet); nimmt die Größe eines Merkmales zu, wenn die eines anderen abnimmt, so spricht man von inverser Korrelation. Besteht keine Regelmäßigkeit in der Zuordnung, so ist die Korrelation = 0, und man spricht von „unabhängigen" Variationen.

Bei unabhängiger Variation werden sich die einzelnen Varianten einfach nach der Wahrscheinlichkeit kombinieren; die Häufigkeit einer bestimmten Variantenkombination unter Kombinationen von c Merkmalen bei N Individuen beträgt

$$\frac{F_1 \,.\, F_2 \ldots\ldots F_{c-1} \,.\, F_c}{N^{c-1}}.$$

Sondert man alle Individuen, welche in irgend einem der c Merkmale eine bestimmte Einzelvariante aufweisen; und untersucht, in welcher relativen Häufigkeit die Einzelvarianten der übrigen c—1 Merkmale in dieser Gruppe vorkommen, so muß man stets dieselbe Kurve wie für jede andere solche Gruppe oder die Gesamtheit der Individuen erhalten, falls völlige Unabhängigkeit besteht.

Einen hohen Grad von Korrelation weisen meist bei bilateralen Organismen die analogen Gebilde der beiden Körperseiten, also z. B. rechtes und linkes Bein auf.

Wo Asymmetrie vorhanden ist, tritt öfters inverse Korrelation hohen Grades auf: so bei den Schollen und bei der männlichen Winkerkrabbe (Gelasimus). (Vergl. Duncker 1899, 581.)

Wenn wir die Variation größerer und kleinerer Individuen einer Art bezüglich bestimmter, nicht die Gesamtlänge oder das Gesamtvolum oder Gesamtgewicht oder ein im Leben unveränderliches meristisches Merkmal (5 Zehen eines Fußes z. B.) betreffende Charaktere vergleichen wollen, so werden wir vergleichbare Zahlen erhalten, wenn wir jede Variante oder was bequemer ist, jede Summe der in einer Variantengruppe vorhandenen Varianten durch die Verhältniszahlen der Gesamtlängen (oder Größen etc.) dividieren. Der Verlauf der

Kurve muß übrigens bei verschiedenen Individualgrößen derselbe sein, falls nicht innerhalb des Individuallebens Veränderungen der Proportionen bestimmter Richtung auftreten.

Mit dieser Einschränkung ergibt sich, daß bei Einwirken einer Selektion, welche auf die kleineren, jüngeren Organismen einwirkt, eine Verschmälerung der Variationsbreite erreicht wird, falls die in der gerade vorhandenen „Mode" gegebenen Größen die beste Anpassung an die gerade vorhandenen Lebensumstände besitzen. Es werden dann also die Varianten größter Abweichung vom Mittel nach beiden Richtungen dezimiert und die Art konstant erhalten werden.

Hiefür liegen die Angaben von Crampton an dem Schmetterling Philosamia cynthia, und von Weldon an der Schnecke Clausilia vor.

Werden nicht verschiedengroße Individuen gleichzeitig, sondern gleichgroße zu aufeinanderfolgenden Zeiten untersucht, so kann sich ebenfalls eine solche Wirksamkeit der destruktiven Selektion nachweisen lassen,

So fand Bumpus, daß die nach einem Sturme tot aufgefundenen Sperlinge die abweichendsten Varianten in der größten Frequenz enthielten.

Thompson und Weldon untersuchten in mehrjährigem Zwischenraume die Frontalbreite, d. i. die Entfernung zwischen dem ersten Dorne der beiderseitigen Seitenränder des Kopfbrustschildes der Strandkrabbe (Portunus).

Es zeigte sich, daß (in allen Größengruppen) eine durchschnittlich größere Frontalbreite bei den früher gesammelten Krabben zu konstatieren war. Weldon schob dies auf die durch Eindringen von feinem Ton in den Hafen von Plymouth, wo die Kraben gesammelt worden waren, geübte Selektion, die nur die Tiere mit schmälerer Frontalbreite bestehen ließ. Er konnte durch Versuche mit aufgewirbeltem Ton nachweisen, daß tatsächlich hiedurch der Durchschnitt der Frontalbreite bei den überlebenden Tieren im Verhältnis zu allen verwendeten gesunken war.

Hier scheint also in mathematischer Schärfe die Frage nach der Entstehung der Arten durch Selektion nachweisbar zu sein. Allein hier erheben sich noch eine Reihe von Erwägungen, welche dieselbe komplizieren.

Zunächst fragen wir uns, — wie der verschobene Mittelwert bei der Vererbung wirken wird?

Unter der Voraussetzung, daß die ursprüngliche Variationskurve symmetrisch war, wäre bei der nächsten Generation durch Vermischung aller möglichen Varianten in den gegebenen Frequenzen der Mittelwert unverändert geblieben, falls die äußeren Faktoren unverändert geblieben wären.

Es seien die Varianten

$$\overset{o}{V}_{M-3}\ \overset{F-y}{V}_{M-2}\ \overset{F-x}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3}$$

diejenigen des ursprünglichen Mittelwertes M, so hätten wir für die Nachkommen wieder

$$\overset{o}{V}_{M-3}\ \overset{F-y}{V}_{M-2}\ \overset{F-x}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3}.$$

Ist hingegen V_{M-2} und V_{M-1} eliminiert worden, so hatte die geschlechtsreife Elterngeneration

$$\overset{o}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3},$$

oder noch wahrscheinlicher, da nicht genau bei V_{M-1} die Sterblichkeit aufhören dürfte

$$\overset{o}{V}_{M-1}\ \overset{F-z}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3};$$

nehmen wir an, daß das neue Mittel mit der Mode wieder zusammenfällt (also $z = y$ wird), so wird die nächste Generation um V_{M+1} als Mittel variieren, jedoch ist kein Grund dafür vorhanden, daß die Variationsbreite über V_{M+3} hinausgeht, wir erhalten also nur eine verschmälerte Variationsbasis; sobald der eliminierende Faktor wegfällt, wird die Variation wieder allmählich nach V_{M-1} und V_{M-2} übergreifen und das Mittel nach V_M zurückverschieben.

Eine weitere Verschiebung des Mittels wird weder bei der ersten, noch bei einer der nächsten Generationen entstehen können, falls der äußere Faktor konstant bleibt und seine Wirkung nur in

Elimination besteht. Denn an und für sich kann die ursprüngliche Variationsbreite nicht durch Selektion weiter gesteckt werden. Nehmen wir zwei beliebige Eltern, welche den günstigsten Fall für die Verschiebung repräsentieren, nämlich beide der Variante V_{M+2} angehören; sie ergeben reife Keimzellen, die bei der Reduktionsteilung $\frac{V_{M+2}}{2}$ darstellen und sich vereinigend $\frac{V_{M+2}}{2} + \frac{V_{M+2}}{2} =$ $1\, V_{M+2}$ ergeben, aber niemals V_{M+3}!

Trotzdem dürften die Weldonschen Untersuchungen wertvoll sein für den Nachweis der Artveränderlichkeit; es ist eben die Annahme, daß die Verschiebung des Mittels durch eine Generationen wirkende reine Personal-Selektion zustande gekommen war, unrichtig. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Krabben-Individuen eine gewisse Anpassungsfähigkeit an den gewirbelten Ton zeigen, indem einige früher breitere bei der nächsten Häutung zu schmäleren wurden und auf diese Art eine direkte Anpassung neben der Selektion eine Rolle spielt; dies geht nicht nur aus Weldons eigenen Angaben, sondern auch daraus hervor, daß die beobachtete Verschiebung des Mittels in den verschiedenen Jahren nicht auf Vererbung beruhen kann, weil der Zeitintervall für das Heranwachsen einer neuen Generation zu kurz war.

Wenn nun aber eine direkte Anpassung möglich ist, dann kann sich die Reihe

$$\overset{o}{V}_{M-3}\ \overset{F-y}{V}_{M-2}\ \overset{F-x}{V}_{M-1}\ \overset{F}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F-y}{V}_{M+2}\ \overset{o}{V}_{M+3}$$

bereits ohne Selektion zur Reihe

$$\overset{o}{V}_{M-2}\ \overset{F-y}{V}_{M-1}\ \overset{F-x}{V}_{M}\ \overset{F}{V}_{M+1}\ \overset{F-x}{V}_{M+2}\ \overset{F-y}{V}_{M+3}\ \overset{o}{V}_{M+4}$$

verschieben, wenn jedes Individuum von V_M auf V_{M+1} sich anzupassen vermag.

Wird jetzt durch destruktive Selektion noch V_{M-1} getötet, und ein gewisser Prozentsatz von V_M, so daß die Gruppe $\overset{F-y}{V}_{M}$ auf $\overset{F-z}{V}_{M}$ sinkt, wobei aber, falls der Prozentsatz gering wird, z fast gleich y bleibt, so erhalten wir die verschobene (symmetrische) Reihe

$$\overset{o}{V}_{M-2}\ \overset{F-y}{V}_{M-1}\ \overset{F-x}{V}_{M}\ \overset{F}{V}_{M+1}\ \overset{F-x}{V}_{M+2}\ \overset{F-y}{V}_{M+3}\ \overset{o}{V}_{M+4};$$

die Nachkommen dieser Reihe werden bei gleichbleibenden äußeren Faktoren, obzwar sie ebenso wie bei der reinen Destruktionsreihe um V_{M+1} als Mittel variieren, dennoch wieder das Mittel vorschieben können, da sie abermals die Anpassung V_M auf V_{M+1} ausführen können und daher

$$\overset{o}{V}_{M-2}\ \overset{o}{V}_{M-1}\ \overset{F-y}{V}_{M}\ \overset{F-x}{V}_{M+1}\ \overset{F}{V}_{M+2}\ \overset{F-x}{V}_{M+3}\ \overset{F-y}{V}_{M+4}\ \overset{o}{V}_{M+5}$$

ergeben, dabei muß aber vorausgesetzt werden, daß die erworbene Karapaxanpassung vererbungsfähig ist, denn sonst fangen die Nachkommen der Gruppe V_{M+3} wieder mit V_{M+2} an und können über das Ende der ursprünglichen Variationsbreite ebensowenig hinweggreifen, wie die der reinen Selektionsreihe. Glücklicherweise ist ja heute durch die experimentelle Methode die Fixierung erworbener Anpassungen festgestellt (namentlich durch Schröder und Kammerer) und daher die Grundlage für die Anwendung der statistischen Methoden auch auf diesem Gebiete gesichert.

IX.

Psychophysik und Rhythmus.

Haben wir bisher die Anwendbarkeit der Mathematik auf alle physischen Phänomene, welche die Biologen beschäftigen, darzustellen gesucht und ist es, wie ich hoffe, gelungen, manchen aussichtsreichen Weg zu weisen, so dürfen wir jetzt nicht davor zurückschrecken, auch die psychischen Phänomene in den Bereich unserer Betrachtungen zu ziehen.

Erinnern wir uns zunächst daran, daß die Verschiedenheit zwischen den körperlichen und geistigen Dingen verschwindet, sobald wir daran festhalten, daß alle Erscheinungen schließlich doch nur in unseren eigenen Empfindungen darstellbar sind (Machs Analyse). Wenn wir also Maße für körperliche Längen und Gewichte aufstellen, so messen wir eigentlich mit Empfindungen und wenn wir Versuche abändern, um dann den Grad Übereinstimmung zwischen den berechneten und den gefundenen Werten festzustellen, so heißt dies nichts anderes, als daß wir uns den Eintritt gleicher Empfindungskomplexe durch verschiedene geistige Operationen verschafft haben, wie etwa eine Probe auf ein Rechenexempel mit einer anderen Rechnungsart (etwa Quadrieren statt Multiplikation mit sich selbst) gewonnen wird.

Selbst wenn wir übrigens an einem „Ding an sich", einer Körperwelt außerhalb unserer Sinne festhalten, sind jedenfalls die mathematischen Begriffe und Methoden geistige Prozesse, die quantitative Schlüsse darstellen.

Erst wenn wir unsere Empfindungswelt in die beiden Reiche der Wahrnehmungen und Vorstellungen zerlegen, stellt es sich heraus, daß die Anwendung quantitativer Maße zunächst nur den Wahrnehmungen zukommt.

Freilich lassen sich scharfe Unterschiede zwischen Wahrnehmungen und Vorstellungen nicht geben; die ersteren pflegen durch ihre größere Konstanz, Deutlichkeit und Stärke ausgezeichnet zu sein, doch können bekanntlich auch Vorstellungen im Zustande der Halluzinationen und Illusionen diese Charaktere annehmen. Während sich die Physik mit der aus gewissen konstanten Verhältnissen unserer Wahrnehmungen gefolgerten Erscheinungswelt ohne Rücksicht auf das wahrnehmende Subjekt beschäftigt, die Physiologie die hieraus gewonnenen Erkenntnisse auf die besonderen Verhältnisse der Organismen anwendet, ist es die Aufgabe der von Weber angebahnten und von Fechner begründeten „Psychophysik" jenen Beziehungen nachzugehen, die sich zwischen den durch die Physik gewonnenen objektiven Maßverhältnissen und den direkt vom Subjekte angebbaren Wahrnehmungs- (oder auch Vorstellungs-)Verhältnissen auffinden lassen.

Es ist das Verdienst von Theodor Fechner, die hiefür anwendbaren Maßmethoden scharf formuliert und in bezug auf eine Gesetzmäßigkeit („das Weber-Fechnersche Gesetz") verschiedene Sinnesgebiete vergleichend untersucht zu haben.

Das Webersche Gesetz besagt, daß gleiche relative Reizzuwüchse gleichen Empfindungszuwüchsen entsprechen, d. h. die Unterschiedsempfindlichkeit nimmt mit steigender Intensität des (physikalischen) Reizes in der Weise ab, daß bei dem doppelten Reize ein eben merklicher Empfindungszuwachs erst bei einer weiteren Reizsteigerung bemerkt wird, die das Doppelte derjenigen ausmacht, die beim einfachen Reize einen eben merklichen Empfindungszuwachs erzeugt hätte. In einer Kurve dargestellt, bei welcher auf der Abszisse die physikalisch gemessenen Reize aufgetragen werden und die notwendige weitere Reizsteigerung zu eben merklicher Empfindungsunterscheidung als Ordinaten erhalten wir den Ausdruck

für die Proportionalität von Reizgröße und Unterschiedempfindlichkeit als ansteigende Gerade.

Wenn wir hingegen als Ordinaten die zu den Reizen gehörigen Empfindungsintensitäten zuordnen (Fig. 6), so ergeben sie die logarithmische Kurve, d. h. jede Ordinate stellt den Logarithmus zu

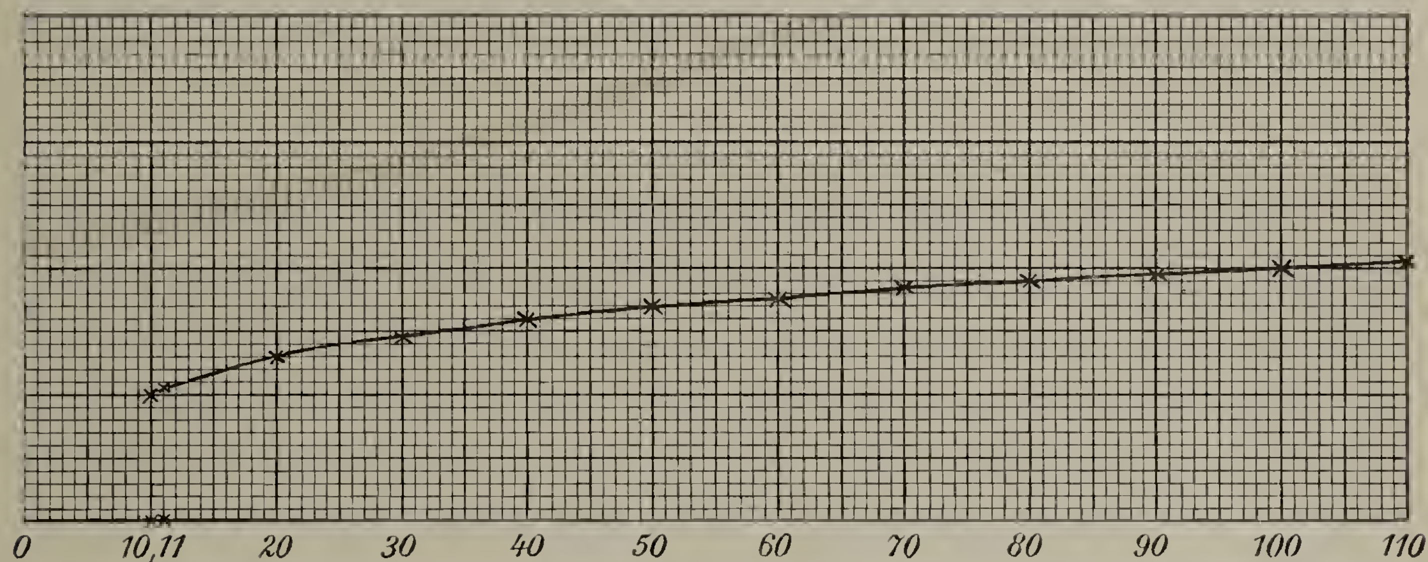


Fig. 6.

Logarithmische Kurve. Abscisse: Reizweite (1 mm = 1 angenommen); Ordinaten Empfindungsintensitäten (1 cm = 1 angenommen).

den zugehörigen Abszissenabschnitten als Zahlen (Numerus) dar, da die Logarithmen die Eigenschaft haben, nicht um gleichviel zu wachsen, wenn die Zahlen (Numerus) um gleich viel wachsen, sondern wenn dieselben um einen gleichen Verhältnisteil wachsen:

So ist für die Zahl	Logarithmus
10	1,000000
11	1,0413927
100	2,000000
110	2,0413927
1000	3,000000
1100	3,0413927

also immer für $\frac{1}{10}$ Zuwachs der Zahl eine gleiche Zunahme 0,0413927 des Logarithmus gegeben.

Bezeichnet man den Reiz mit β, den kleinen Reizzuwachs mit $d\beta$, so ist der relative Reizzuwachs $\frac{d\beta}{\beta}$. Die Empfindung, welche vom Reize β abhängt, heiße γ, der kleine Zuwachs der Empfindung, welcher bei Wachstum des Reizes um $d\beta$ entsteht, heiße $d\gamma$, so ist die Formel für das Webersche Gesetz

$$d\gamma = k \,.\, \frac{d\beta}{\beta} \text{ und}$$

$$\gamma = \log \beta.$$

Diese Formel gilt jedoch bloß, wenn wir annehmen, daß sogleich mit dem Einsetzen eines Reizes auch eine Empfindung auftritt, was bekanntlich nicht immer der Fall ist, da erst ein gewisser Schwellenwert erreicht sein muß, ehe überhaupt eine Empfindung ausgelöst wird. [Die erweiterte Maßformel Fechners lautet $\gamma = k\ (\log \beta - \log b)$, wo b den Schwellenwert bedeutet, und ist durch Integration gewonnen.]

Als Maßmethoden der Unterschiedsempfindlichkeit führt Fechner an:

1. die Methode der eben merklichen Unterschiede,

2. die Methode der richtigen und falschen Fälle, welche auf der statistischen Behandlung nicht mehr sicher merklicher Unterschiede beruht, und

3. die Methode der mittleren Fehler, welche bei Versuchen einem konstant gehaltenen Reize einen zweiten gleich zu machen, begangen werden. Die Größe dieses mittleren Fehlers wird der Unterschiedsempfindlichkeit reziprok zu setzen sein, da je größer die Empfindlichkeit, umso geringer die Fehler sein werden.

Obzwar wiederholt Einwände gegen die Gültigkeit des Weber-Fechnerschen Gesetzes erhoben wurden, so scheint es doch bisher die beste Annäherung an die beobachteten Tatsachen zu bieten, und es sind anch nur wenige neue psychophische Maßmethoden hinzugekommen.

Lipps weißt darauf hin, daß die von Plateau 1872 gemachte Erfahrung der unmittelbar gegebenen Wahrnehmungen als Mitte

zwischen zwei anderen: also z. B. eines Grau als Mitte zwischen einem Weiß und einem Schwarz zu einer direkten „Methode der mittleren Abstufungen" führen könnte, wenn nicht die Fehler bei der Abschätzung der zwischen zwei Empfindungen liegenden Abstufungen noch viel größer wären, als bei den anderen erwähnten Methoden. Die Beziehungen, welche Empfindungen zu einander zeigen, ohne daß physikalische Momente herangezogen werden, würden die Aufgabe einer reinen quantitativen Psychologie bilden. Hier liegen leider bloß kurze und fragmentarische Versuche vor, denen die experimentelle Bestätigung noch fehlt.

Preyer ging von dem Gedanken aus, daß jede sinnliche Wahrnehmung, wie immer sie beschaffen sei, in erster Linie das Zusammentreffen der drei unabhängigen Faktoren: Empfindung, Zeit und Raum erfordere.

Ebenso wie in der Geometrie von der Zeit, in der Algebra vom Raume abstrahiert werde, so könne in der Psychologie von Raum und Zeit abstrahiert werden, wodurch reine Empfindungslehre begründet werden könne.

Um zu quantitativer Darstellung der Verhältnisse von Empfindungen zu gelangen, kann an die von Plateau angeregte Methode angeknüpft werden. Wir werden z. B. Schwarz und Weiß als einander entgegengesetzte Größen durch $+n$ und $-n$ bezeichnen können, wenn sie gleich weit von einem Mittelwerte abstehen, der selbst weder als mehr weiß, noch als mehr schwarz, sondern als neutrales „Grau" erscheint. Die Größe von n kann von einer eben merklichen Unterscheidungsgröße $+dn$ und $-dn$ bis zur größtmöglichsten Intensität (tiefschwarz und blendendweiß) ansteigen $+\max . n$ und $-\max . n$, ohne daß die Beziehung

$$+n+(-n)=0$$

gestört würde. Ganz ähnliche Verhältnisse weisen die Komplementärfarbenpaare Grün-Rot und Blau-Gelb auf, ebenso Komplementärerscheinungen anderer Sinnesgebiete. Es ist also eine Inkonsequenz, wenn Preyer annimmt, daß Schwarz als Herabsetzung der Intensität einer Gesichtsempfindung anzusehen sei; er trägt nämlich eine

physikalische Prozedur, das Herabdrehen des Lichtes als Intensitätsherabsetzung der Empfindung hinein, während die Intensität der Empfindung Schwarz offenbar mit Herabdrehen des Lichtes steigen kann. Physiologisch verständlich gemacht hat uns diese Zuordnung Hering durch seine Lichtsinntheorie, nach welcher Schwarz als ein zum Bewußtsein gelangender Assimilations- oder Regenerationsprozeß, der durch die Lichtempfindung (also subjektiv: z. B. weiß) zerstörten oder dissimilierten Augensehstoffe aufzufassen sind.

Ohne Kenntnis der Preyerschen Arbeit hat Walter Przibram den Versuch einer Darstellung der Empfindungen unternommen, in welcher konsequent der rein psychologische Standpunkt festgehalten und für jede mögliche Empfindung ein mathematischer Ausdruck aufgestellt wird; und zwar sollten die Verhältnisse der Zahlen derart für jede bestimmte spezielle Empfindung zugewiesen werden, daß ihre Addition dem tatsächlichen Ergebnis der Koinzidenz zweier Empfindungen entsprochen hätte. (An der Ausführung der notwendigen Versuche ist der Autor durch den Tod gehindert worden.) Die reine Empfindungslehre bleibt auf den Menschen beschränkt und der Biologe wird daher im allgemeinen wenig Gelegenheit haben, sich mit derselben zu befassen. Es mögen daher die gegebenen Andeutungen genügen, um die Möglichkeit Mathematik auch hier anzuwenden, darzutun.

Wenden wir uns wieder zur Psychophysik, so kann dieselbe auch auf die anderen Tiere angewendet werden, da auch Unterschiedsreaktionen (z. B. bei Beschattung an Seeigeln) neben den gewöhnlichen Taxis- und Tropismusbewegungen vorkommen, deren Unterschiedsempfindlichkeit bestimmt werden könnte, ob dieselbe etwa dem Weber-Fechnerschen Gesetze entspricht. Nach Pfeffer und Massart entsprechen die Abhängigkeiten der Topismen vom Licht tatsächlich diesem Gesetze (vergl. Rádl). Ungelöst erscheint noch die Frage, ob die psychischen Erscheinungen als Äußerungen einer den bekannten physikalischen Energien vergleichbaren Energieart aufgefaßt werden können.

Fechner wies darauf hin, daß wenn die Kraft des Denkens gesteigert werden soll, andere körperliche Tätigkeiten herabgemindert

werden und schloß daraus auf eine Abhängigkeit von Spiel und Verbrauch der lebendigen Kraft in Psyche und Körper. Genauer besehen läßt sich jedoch sagen, daß überhaupt bloß ein bestimmtes Maximum einer psychischen Leistung in einem gegebenen Zeitintervalle ausgegeben werden kann; soll an einem Orte dessen Wirkung gesteigert werden, so wird sie an einem anderen dafür geringer, wir haben also eine Art Erhaltung psychischer Quantität vor uns, aber die Beziehung zu den physischen Energien bleibt ausgeschaltet, denn wenn z. B. durch einen Willensakt eine Handbewegung ausgeführt wird, so mag ja der psychische Impuls bloß als Auslösung wirken und die lebendige Kraft des Armes steht dann durchaus nicht in einem Äquivalenzverhältnisse zum psychischen Akte, sondern kann hauptsächlich durch die vorhandene potentielle Energie im Muskel bestimmt sein, worauf ja die Erscheinungen der Ermüdung und Erholung hinweisen.

Ebenso wie im Auge verhalten sich nach Hering Dissimilation und Assimilation als Gegenprozesse; wird die Spannkraft eines Muskels durch einen Nervenimpuls in lebendige Kraft umgesetzt, so erfolgt dabei eine Dissimilation der lebendigen Substanz und es wird endlich ein Zustand der Erschöpfung erreicht, in welchem die Spannkraft = o wird, falls nicht inzwischen durch den Assimilationsprozeß genügend neue Substanz regeneriert wurde, die neue Spannkraft enthält.

Wenn ebensoviel assimiliert, wie dissimiliert wird, so wird der Vorrat an Spannkraft konstant bleiben.

Da die Nerven, an welche wir alle psychischen Erscheinungen höheren (oder überhaupt deutlichen) Grades geknüpft sehen, einem ähnlichen Stoffwechsel wie die übrigen Körperorgane ausgesetzt sein dürften, so könnte die von Fechner hervorgehobene Grenze für psychische Leistung auf die Regeneration einer bestimmten Nervensubstanz, die eine bestimmte psychische Menge in der Zeiteinheit liefern kann, wohl zurückgeführt werden; steigt an einem Punkte der Bedarf infolge stärkeren Verbrauches, so wird er automatisch von anderen Punkten zuströmen und ein Sinken der Intensität der

psychischen Leistungen an diesen Orten mit sich bringen; wir werden daher möglicherweise an ein psychisches Gleichgewicht denken können.

Die scheinbare Mehrdeutigkeit psychischer Prozesse steht den „Chance"-Fällen der Form, z. B. der Asymmetrie, zur Seite. Ja, es hat sich die Frage erhoben, ob die Auswahl zwischen zwei asymmetrisch entgegengesetzten, sonst aber völlig übereinstimmenden Formen ohne eine auswählende Intelligenz möglich sei, wenn die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung solcher „enantiomorpher" Körper von vorneherein gleich groß ist.

Das Verhalten gewisser Spaltpilze, welche bloß linksdrehende, nicht aber die analogen rechtsdrehenden Zuckerarten zersetzen und daher die letzteren übrig lassen, spricht jedoch für eine solche Möglichkeit. Freilich frägt es sich dann erst recht, wie solche Spaltpilze entstehen konnten.

Zum Schlusse mögen noch einige Veröffentlichungen nicht unerwähnt bleiben, welche sich auf die Rhythmik des Lebensgeschehens beziehen; so verschiedenartig die Ausgangspunkte und Denkarten von Haeckel, Hatschek, Swoboda, Fliess, Semon und V. Goldschmidt sind, so ist doch allen der Gedanke einer mathematischen bestimmten Wiederkehr bestimmter Zustände gemeinsam. Haeckel sucht durch eine mechanische, Hatschek durch eine chemische Hypothese dem Vererbungsrhythmus näher zu treten, während Swoboda und Fliess die periodischen Erscheinungen im Geistesleben des Individuums und der mit einander verknüpften Generationen mathematisch zu verfolgen suchen, freilich ohne experimentelles Verfahren einzuschlagen, das sich etwa an Zuntz' Arbeit anschließen könnte. Semon sucht in Weiterverfolgung eines Gedankens von Hering die Übereinstimmung zwischen der Wiederkehr von Gedanken (Associationen) und Erbteilen (erworbene Eigenschaften) an der Hand der Analyse verschiedener Experimente präzise zu formulieren, während V. Goldschmidt den kühnen Versuch macht, eine gemeinsame Harmonie und Komplikation der Zahlen im gesamten Weltall zu statuieren.

Mag auch vieles, was sich im Kleide exakter Darstellung präsentiert, später durch Vervollkommnung der Experimentalmethode einer ganz anderen mathematischen Formulierung Platz machen, so können wir doch jetzt schon aus den Ergebnissen der bisherigen Versuche die Überzeugung schöpfen, daß, wie überall in der Natur, so auch bei den biologischen Problemen, um mit Haacke zu sprechen: „Stets Maß und Zahl den Strom des Seins beherrschen!"

Literaturverzeichnis.

Abegg, R., Der Temperatureinfluß auf die Entwickelungsgeschwindigkeit animalischen Lebens. Zeitschr. f. Elektrotechnik. XI. 528. 8. VIII. 1905.

– Noch ein Beitrag zum Temperatureinfluß auf Lebensprozesse. Ebenda. 823. 17. XI. 1905.

Aubert, H., Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureausscheidung und die Lebensfähigkeit der Frösche. Pflügers Archiv XXVI. 293–322. 1881.

Bateson, W., Reports of the Evolution Committee of the Royal Society. I. 1901. II. 1905. III. 1906.

– Progressus Rei Botanicae. I. The Progress of Genetics since the rediscovery of Mendels papers. 368—418. 1906.

Bethe, A., Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffmangels auf die Reflexerregbarkeit. Festschrift für Rosenthal.

Biometrika, a Journal for the Statistical Study of Biological problems. Herausgegeben von Galton, Weldon, Pearson, Davenport. Seit Oktober 1901. (Bisher 5 Bde.)

Bokorny, Th., Nochmals über die Wirkung stark verdünnter Lösungen auf lebende Zellen. Pflügers Archiv. CX. 174. 1905.

— Quantitative Wirkung der Gifte. Ebenda. CXI. 341. 1906.

Brunner, E., Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Zeitschr. f. physik. Chemie. XLVII. 56—102. 1904.

Bumpus, H. C., The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow. Biol. Lectures woods Holl 1896/97. 209—226. 1898.

Cattaneo, G., I metodi somatometrici in zoologia. Rivista di biologia generale. Aprile-Maggio 1901.

Claus, K., Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1891.

Clausen, H., Beiträge zur Kenntnis der Atmung der Gewächse und des pflanzlichen Stoffwechsels. Landwirtschaftl. Jahrbücher. XIX. 892. 1890.

Conference of Genetics, Report of the, Royal Horticultural Society, London. 1906.

Conklin, E. G., Cell-size and Body-size. Report of Americ. Morpholog. Society. Science, III. 10. I. 1896.
Cuénot, L., La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Archives de zoologie expér. et gén. Notes et Revue. (1) 1902. (2) 1903. (3) 1904. (4) 1905.
Daffner, F., Das Wachstum des Menschen. Leipzig, Engelmann. 1897.
Davenport, Ch. B., Experimental Morphology. New York, Macmillan Co. I. 1897. II. 1899.
— The aims of the Quantitative Study of Variation. Biol. Lectures Woods Holl for 1899. 1900.
— On the Variation of the Shell of Pecten irradians Lamarck, from Long-Island. American Naturalist. XXXIV. Nr. 407. 1900.
— On the Variation of the Statoblasts of Pectinatella magnifica from Lake Michigan, at Chicago. American Naturalist. XXXIV. Nr. 408. 1900.
— A History of the Development of the Quantitative Study of Variation. Science. (N. S.) XII. Nr. 310. 864—870. 7. XII. 1900.
— The Statistical Study of Evolution. Popular Science Monthly. September 1901.
— Mendels law of dichotomy in Hybrids. Biol. Bull. II. Nr. 6. 1901.
— Quantitative Studies in the Evolution of Pecten. III. Proc. Amer. Acad. Arts a Sciences. XXXIX. Nr. 6. Nov. 1903.
— Studies in the Evolution of Pecten. IV. Journal of Exper. Zoölogy. I. Nr. 4. 1904.
— Statistical Methods. 2 Ed. New York, Wiley. 1904.
— Evolution without Mutation. Ebenda. II. Nr. 1. 1905.
— Inheritance in Poultry. Carnegie Institution. Washington. 1906.
Driesch, H., Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. VIII. 1898 und (Neue Fragen) XI. 1901.
Duncker, G., Korrelationsstudien an den Strahlzahlen einiger Flossen von Acerina ceruna. Biol. Zentralbl. XVII. 785—794. 1897.
— Die Methode der Variationsstatistik. Arch. f. Entwickelungsmechanik. VIII. 112—187. (Mit Lit., auch separat Leipzig, Engelmann.) 1899.
— Symmetrie und Asymmetrie bei bilateralen Tieren. Arch. f. Entwickelungsmechanik 533—643. (Mit Lit.) 1904.
Emmel, V., The Regeneration of Lost Parts in the Lobster. Report of Commissioners of Inland Fisheries Rhode Island. XXXV. 1905.
— The Relation of Regeneration to the Molting process in the lobster. XXXVI. 1906.
Fechner, Th., Elemente der Psychophysik. Leipzig, Breitkopf & Härtel. 2. Aufl. 1889.
Fick, A., Die Medizinische Physik. Braunschweig, Vieweg. 3. Aufl. 1885.
Fliess, W., Der Ablauf des Lebens, Grundlegung zur exakten Biologie. Leipzig u. Wien, F. Deuticke. 1906.

Führer, H. und E. Neubauer, Quantitative Bestimmung der hämolytischen Wirkung einwertiger Alkohole. Zentralbl. f. Physiologie. XX. Nr. 4. p. 117. 1906.

Gallardo, Angel, Las Matématicas y la Biologia. Annales de la Societad Scientifica Argentina. LI. Buenos Ayres. 1901.

Galton, F., Natural Inheritance, Macmillan, 1889.

— The Average contribution of each several ancestor to the total Heritage of the Offspring. Proceed. Roy. Soc. LXI. 401—413. 1897.

Goldschmidt, V., Über Harmonie und Komplikation. Berlin, Springer. 1901.

Haacke, W., Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entwickelungsmechanik. XXI. 1—93. 1906.

Haeckel, E., Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebensteilchen. Berlin, Reimer. 1876.

Hatschek, B., Hypothese über das Wesen der Assimilation. Lotos, Prag. Nr. XIV. 1894.

— Hypothese der organischen Vererbung. Vortrag. 77. Versamml. Deutsch. Naturf. Meran 1904. Leipzig, Engelmann. 1905.

Hausmann, W., Über den Einfluß der Temperatur auf die Inkubationszeit und Antitoxinbildung nach Versuchen an Winterschläfern. Pflügers Archiv CXIII. 1906.

— und W. Kolmer, Über die Einwirkung kolloïdaler Gifte auf Paramaecien. Biochem. Zeitschr. von Neuberg. Berlin, III. 5. u. 6. Heft. 1907.

Helmholtz, H., Die Erhaltung der Kraft. 1847. (Gesammelte Abhandlungen. I. 12.) (Ostwalds Klassiker. Nr. 1. Leipzig, Engelmann.)

Hering, E., Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz, vorgetragen 18. II. 1888. Lotos, Prag. 35—70. 1888.

Herlitzka, A., Sullo sviluppo di embrioni da blastomeri isolati di uova di tritoni (Molge cristata). Arch. f. Entwickelungsmechanik. IV. 624—658. 1897.

Herrera, A. L., Notions générales de Biologie et de Plasmogénie comparées. Französ. Übers. von G. Renaudet. Berlin, Junk. 1906. (Enthält p. 32 einige Daten über Temperatureinfluß.)

Hertwig, O., Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Archiv f. mikr. Anatomie. LI. 1898.

Hess, W., Über mechanisch bedingte Gesetzmäßigkeit im Bau des Blutgefäßsystems. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XVI. 632. Lit. 1903.

van't Hoff, J. H., Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. Heft I. 223—220. Braunschweig 1898.

Kammerer, P., Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens bei Amphibienlarven von Alter, Entwickelungsstadium und spezifischer Größe. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XIX. 140—180. 1905.

— Die angeblichen Ausnahmen von der Regenerationsfähigkeit bei den Amphibien. Zentralbl. f. Physiologie. XIX. Nr. 18. 1906.

— „Bastardierung von Flußbarsch (Perca fluviatilis L.) und Kaulbarsch (Acerina cernua L.)." Archiv f. Entwickelungsmechanik. XXIII. 4. Heft. 511—551. 1907.

Kammerer, P., Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XXV. 1. u. 2. Heft. 1907.

Kanitz, A., Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlendioxyd-Assimilation. Zeitschr. f. Elektrochemie. XI. Nr. 42. 682—690. 20. X. 1905.

— Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biolog. Zentralbl. XXVIII. Nr. 1. 11—25. 1. I. 1907. (Literatur ferner in: Ztschr. f. Elektrochemie. 1907.)

Kant, J., Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft. 1786. (Neu herausgegeben von A. Höfler. Leipzig, Pfeffer. 1900.)

Kastle, J. H. und W. P. Kelley, Rate of Crystallization of Plastic Sulphur. Amer. Chemical Journal. XXXII. 483—503. Nov. 1904.

Konopacki, M., Über den Átmungsprozeß bei Regenwürmern. Bull. Acad. Sciences Cracovie (Krakau). Mai 1907.

Krafft, F., Über die Bedeutung des Wassers für die Bildung kolloïdaler Hohlkörper aus Seifen. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiolog. Chemie. XLVII. Heft 1. 5—14. (Geringe Erwärmung die Bewegung von Myelinformen beschleunigend. Keine Zahlen.)

Leblanc, Vortrag a. d. Versamml. deutscher Naturforscher und Ärzte. Dresden 1907.

Levi, G., Studî sulla grandezza delle cellule. 1. Ricerche comparative sulla grandezza delle cellule di Mammiferi. Archivio di Anatomia e di Embryologia. V. fasc. 2. 292—358. 1906.

Lewkojeff s. Tamann 1903.

Liharzik, F. R., La loi de la Croissance et la structure de l'homme. Viennae, 1862.

Lipps, G. F., Die psychischen Maßmethoden. „Die Wissenschaft." Heft 10. Braunschweig 1906.

Loeb, J., Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig, Barth. 1906.

— On the necessity of the presence of free Oxygen in the Hypertonic seawater for the Production of Artificial Parthenogenesis. Univ. Calif. Publications. 1906.

Ludwig, J., Bibliographien über statistische Arbeiten. In: Zeitschrift f. Mathematik und Physik.

— Beiträge zur Phytarithmetik. Biolog. Zentralbl. LXXI. 1897.

— Über Variationskurven. Ebenda LXXV. 1898.

Mach, E., Analyse der Empfindungen. 2. Aufl. Jena, Fischer. 1900.

— Erkenntnis und Irrtum. Leipzig, Barth. 1905.

Matthaei, L. C., Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. III. Philos. Transact. Roy. Soc. Ser. B. CXCVII. 47—105. 1904.

Mayer, J. Robert, Die Mechanik der Wärme. Stuttgart, Cotta. 2. Aufl. 1874.

Mendel, Gregor, Versuche über Pflanzenhyhriden. Verhandl. d. Naturforschervereins Brünn. IV. 1865. (Von Tschermak herausgegeben in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften. Nr. 121, Leipzig, Engelmann.)

Merrifield, F., An address read before the Entomological Society of London. 17. I. 1906.

Morgan, T. H., The number of cells in Larvae from isolated Blastomeres of Amphioxus. Archiv f. Entwickelungsmechanik III. 269—294. 1896.

— The proportionate development of partial Embryos. XIII. 415—435. 1901.

Nernst, W., Theorie der Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Zeitschr. f. physik. Chemie. XLVII. 52—55. 1904.

Pallich, J. v., Verdunstung aus einem offenen kreisförmigen Becken. Sitz.-Berichte d. Wiener Akad. math.-naturw. Cl. CVI. 2a. 384—410. 1897.

Pearl, R., Variation and Correlation in the Earthworm. Michigan Academy of Science. V. Annual Report. 200—204. 1903.

— A note on the Calculation of certain probable errors. Science, N. S. vol. XXII. Nr. 572. 15. XII. 1905.

— a. F. J. Dunbar, Some results of a study of Variation in Paramaecium. VII. 77—86. 1905.

— a. A. B. Clawson, Variation and Correlation in the Crayfish. Carnegie Institution Washington. 1907.

Peter, K., Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwickelung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entwickelungsmechanik. XX. 130—154. 1905.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Kraftwechsel. Leipzig, Engelmann. 2. Aufl. (p. 18.) 1904.

Pflüger, W., Über Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Pflügers Archiv. XVIII. [355.] 247—380. 1878.

Pierson, K., Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the law of ancestral Heredity. Proceedings of Royal Society. LXII. 386—412. 1898.

— On the Law of „Reversion". LXVI. 140—164. 1900.

Plateau, Sur la formule de la loi psychophysique. Bullet. de l'acad. royale Belgique. XXXIII. 1872.

Poulton, E. B., Value of Colour a. Markings in Insects. [p. 227—263.] 1887.

Preyer, W., Elemente der reinen Empfindungslehre. (Sammlung physiologischer Abhandlungen. I. 10.) Jena, Dufft. 1877.

Przibram, H., Intra-individuelle Variabilität der Carapaxdimensionen bei brachyuren Crustaceen. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XIII. 588—596. 1902.

— Versuche und Theorieen über Regeneration. Zentralbl. f. Physiologie. XVIII. Nr. 24. 1905.

— Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration. XIX. Nr. 18. 1905.

— Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin. Archiv f. Entwickelungsmechanik. XXII. 149—206. 1906.

Przibram, W., Versuch einer Darstellung der Empfindungen. Hölder 1898. (Druckfehler Seite 7: die Exponenten der Ausdrücke für OA und OB sind miteinander vertauscht.)

Rádl, Em., Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig, Engelmann. [S. 16.] 1903.

Rauber, A., Die Regeneration der Kristalle. II. Leipzig, A. Georgi. S. 29. 1896.
Rignano, Eug., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Hypothese einer Zentroepigenese. Teilweise Neubearbeitung und Erweiterung der französischen Ausgabe. Leipzig, Engelmann. 1907.
Roux, Wilhelm, Der Kampf der Teile im Organismus; eine Theorie der funktionellen Anpassung. Leipzig, Engelmann. 1881.
— Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen; eine morphologische Studie. Diss. inaug. Jena 1878.
— Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. 2 Bde. Leipzig, Engelmann. 1895.
— Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik. Heft 1. Leipzig, Engelmann. 1905
— „Einleitung" zum Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. Roux. Bd. I. 1895.
Rysselberghe, Fr. van, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasma vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Bull. Classe sciences, Acad. de Belgique. (3) XXXIX. 173—220. 1901.
Sachs, J., Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. II. Abh. XXX—XLIII. Leipzig, Engelmann. 1893.
Semper, C., Über die Wachstumsbedingungen des Lymnaeus stegnalis. Verhandl. Würzb. Phys.-medic. Ges. N. F. IV. 1872.
Snyder, C., University of California Publications. Physiology vol. II. 1905.
Sporer, B., Niedere Analysis. Leipzig, Göschen. 1896. (Kombinationslehre und Wahrscheinlichkeitsrechnung.)
Sutton, W. S., The Chromosomes in Heredity. Biolog. Bulletin. IV. 231—248. 1903.
Swoboda, H., Die Perioden des menschlichen Organismus in ihrer psychologischen und biologischen Bedeutung. Leipzig und Wien, Deuticke. 1904.
— Studien zur Grundlegung der Psychologie. Leipzig und Wien, Deuticke. 1905.
Schiaparelli, Studio comparativo tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure. Milano, Hoepli. 1898.
Schröder, Chr., Über experimentell erzeugte Instinktvariationen. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 158—168. 1903.
Schulz, Hugo, Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei Amphibien und Insekten. Inaug.-Diss. (Auch Pflügers Archiv XIV. 90.) 1877.
Tamann, G., Zeitschr. f. physik. Chemie. XVIII. 426. 1895.
— Kristallisieren und Schmelzen. Ein Beitrag zur Lehre der Änderungen des Aggregatzustandes. Leipzig, Barth. S. 140. 180. 1903.
Tschermak, E., Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. landwirtsch. Versuchswesen in Österreich. (Mit früherer Literatur.) 1904.

Unbehaun, J., Versuch einer philosophischen Selektionslehre. Jena, Fischer. 1896. (Referat von Garbowski, Biol. Zentralbl. XVII. Nr. 3. 1. II. 1897.)
Volterra, Vito, Sui tentativi di applicazione delle Matematiche alle scienze biologiche e sociali. (Inaug.-Diss. Univ. Roma 1901.) Archivio di Fisiologia Firenze III, fasc. II. 175—191. Jan. 1906. (Auch französisch: Revue du Mois, I, Nr. 1. Paris, Soudier. 1906.)
De Vries, Die Mutationslehre. Leipzig, Veit & Co. 1902. 2 Bde.
Weldon, F. W. R., Address to the zool. Section of Brit. Association. Bristol. 1898.
Wesigin, siehe Tamann 1903.
Wiechert, Sitzungsberichte d. Phys.-ökonom. Gesellsch. Königsberg. S. 6. 1893.
Winterstein, H., Über die Wirkung der Wärme auf den Biotonus der Nervenzentren. Zeitschr. f. allg. Physiol. I. 129. 1902.
Zeleny, Ch., A Study of the Rate of Regeneration of the arms in the Brittle-star, Ophioglypha lacertosa. Biol. Bulletin. VI. Nr. 1. 1903.
— Compensatory Regulation. Journal Experim. Zoölogy. II. Nr. I. 1905.
— The Relation of the Degree of Injury to the Rate of Regeneration. Ebenda. Nr. 3. 1905.
Zuelzer, M, Über den Einfluß der Regeneration auf die Wachtumsgeschwindigkeit von Asellus aquaticus. Archiv f. Entw.-Mechanik. XXV. Heft 1/2. Dez. 1907.

